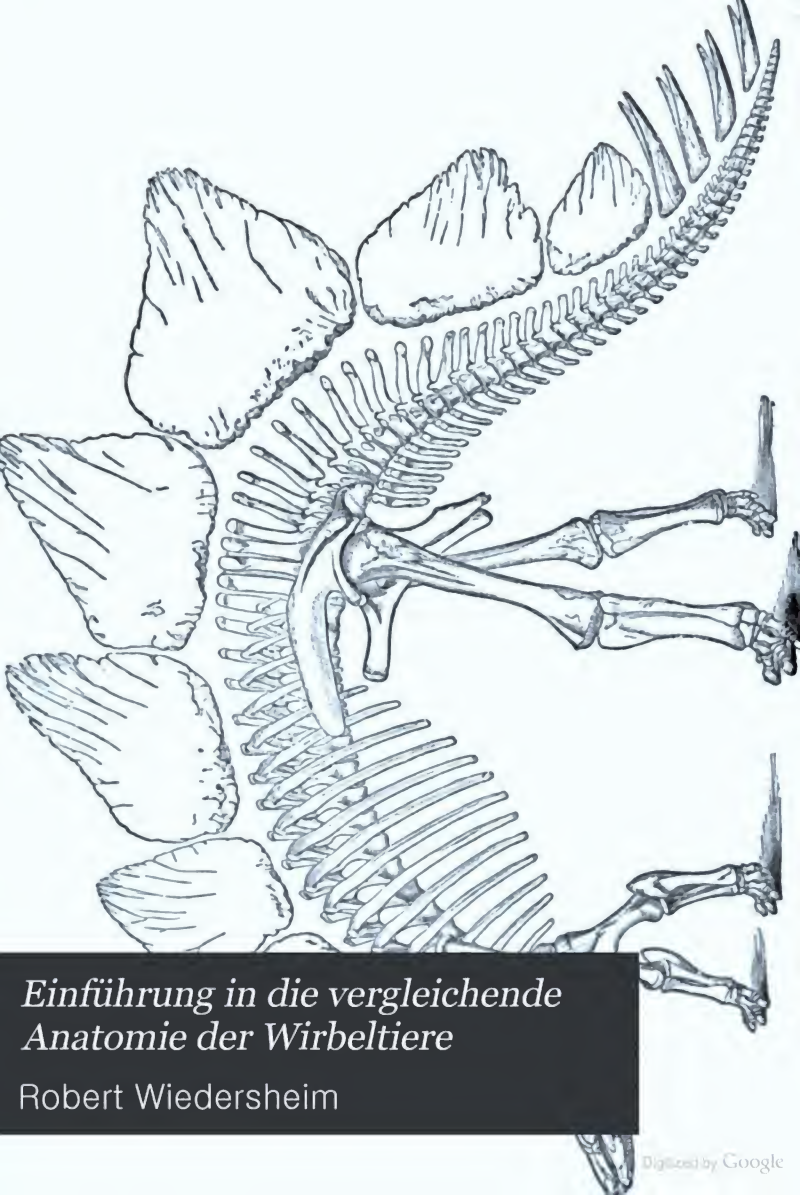




*Einführung in die vergleichende
Anatomie der Wirbeltiere*

Robert Wiedersheim





EINFÜHRUNG
IN DIE
VERGLEICHENDE ANATOMIE
DER
WIRBELTIERE.

EINFÜHRUNG
IN DIE
VERGLEICHENDE ANATOMIE
DER
WIRBELTIERE.

FÜR STUDIERENDE BEARBEITET

VON

DR. ROBERT WIEDERSHEIM

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIREKTOR DES
ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

MIT 1 LITHOGRAPHISCHEN TAFEL UND 334 TEXTABBILDUNGEN
IN 607 EINZELDARSTELLUNGEN.



J E N A.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1907.

YIASHILI
ROMUL, OROFIMATZ CHA ILI
YTI29EIVNU

119586

DEM ANDENKEN

MEINES LIEBEN

ERNST ZIEGLER.

Vorwort.

Schon seit einer Reihe von Jahren hat mein „Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ sowohl nach Form, als auch nach Ausdehnung des behandelten Stoffes eine derartige Umgestaltung erfahren, daß ich mich genötigt sah, den Titel bei der letzten (6.) Auflage zu ändern und ihn durch „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere“ zu ersetzen. Ich ging dabei von dem Gedanken aus, das immer mehr sich anhäufende Material künftighin in größerem Rahmen zu bearbeiten, und ich hoffe auch heute noch, diesen Plan, wenn es die Umstände erlauben, verwirklichen zu können. Um nun aber auch dem Anfänger eine Einführung in das Fach zu ermöglichen, habe ich mich, einem vielfach geäußerten Wunsche entsprechend, entschlossen, das Wesentlichste aus der Wirbeltieranatomie zusammenzustellen und in leicht faßlicher Weise zu behandeln. Es bedarf deshalb wohl kaum einer Rechtfertigung, wenn dabei jegliche noch zur Diskussion stehende Frage nach Möglichkeit vermieden, und von der Beigabe eines Literaturverzeichnisses abgesehen wurde. Wer sich hierfür, sowie auch für die Nennung der Autorennamen interessiert, findet Alles in dem oben erwähnten, größeren Werke zusammengestellt.

Wenn ich bemerkt habe, daß das vorliegende Werk für „Anfänger“ bestimmt sei, so muß ich dies dahin etwas einschränken, als ich dabei nicht etwa an Studierende im ersten Semester, sondern an solche denke, die sich mit den elementarsten Begriffen der Morphologie und Biologie bereits vertraut gemacht und schon eine Vorlesung über Anatomie und Zoologie gehört haben. Nur für solche ist das Buch bestimmt, und nur sie werden, wie ich hoffe, Nutzen daraus ziehen können. Da ich aber auch bei den meisten unter ihnen wohl kaum speziellere Kenntnisse in der systematischen Zoologie voraussetzen darf, so habe ich es nicht für überflüssig gehalten, ein ausführliches Namensverzeichnis der im Texte genannten Tiere und Tiergruppen beizufügen.

Der Anordnung des Stoffes liegt im allgemeinen das schon oben erwähnte größere Werk zugrunde, allein die einzelnen Kapitel mußten doch vielfach umgearbeitet und z. T. in einen ganz neuen Rahmen gebracht werden. Dies gilt z. B. für das Respirations- und Lymphgefäßsystem, namentlich aber für die Urogenitalorgane und das Kopfskelett, bei welchem letzterem die grundlegenden Arbeiten E. Gaupp's zu berücksichtigen und viele neue Figuren einzufügen waren.

Eine Anzahl weiterer, das Integument der Fische, Amphibien und Reptilien darstellender Abbildungen stammt aus der Hand meiner verehrten Freundin, Frau Professor Ziegler, welche mich auch beim Lesen der Korrekturen unterstützte. Ihr, sowie meinem hochverehrten Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Schachen a. Bodensee im September 1906.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Verzeichnis und Erklärung der im Texte figurierenden Tiernamen . . .	XIV—XXII

Einleitung.

I. Über das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie	1
II. Entwicklung und Einteilung der Wirbeltiere, Bauplan des Wirbeltierkörpers	2

Spezieller Teil.

A. Integument	7
" der Fische und Dipnoër	7
" " Amphibien	9
" " Reptilien	11
" " Vögel	13
" " Säuger	16
Rückblick	23
B. Skelett	26
I. Hautskelett	26
Allgemeines	26
Fische und Dipnoër	27
Amphibien, Reptilien und Säuger	28
Rückblick	33
II. Inneres Skelett	33
1. Wirbelsäule (Columna vertebralis) (Allgemeines)	34
" der Fische und Dipnoër	36
" " Amphibien	39
" " Reptilien	42
" " Vögel	43
" " Säuger	45
Rückblick	47
2. Rippen (Costae)	49
" der Fische und Dipnoër	49
" " Amphibien	51
" " Reptilien	53
" " Vögel	54
" " Säuger	55
3. Sternum	56
Rückblick	59
5. Das Kopfskelett (Allgemeines)	60
a) Hirnschädel (Neurocranium)	62
b) Das Viszeralskelett (Splanchnocranium)	66

	Seite
Topographie der Deckknochen am Knorpelschädel	68
Topographie der Ersatzknochen	69
Kopfskelett der Fische	70
" " Dipnoi	79
" " Amphibien	81
" " Reptilien	90
" " Vögel	99
" " Säuger	103
Rückblick	114
6. Gliedmaßen	116
a) Unpaare Gliedmaßen	116
b) Paarige Gliedmaßen	117
7. Schultergürtel	118
" " der Fische und Dipnoër	118
" " Amphibien	119
" " Reptilien	120
" " Vögel	122
" " Säuger	123
8. Beckengürtel	124
" " der Fische	124
" " Dipnoi	124
" " Amphibien	125
" " Reptilien	126
" " Vögel	130
" " Säuger	131
9. Freie Gliedmaßen	133
" " der Fische und Dipnoër	133
" " " Ganoiden	135
" " " Teleostier	135
Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmaßen der höheren Wirbel- tiere	136
Freie Gliedmaßen der Amphibien	138
" " " Reptilien	140
" " " Vögel	143
" " " Säuger	145
Rückblick	149
C. Muskelsystem	151
Hautmuskeln (Mimische Muskeln)	153
Parietale Muskeln	155
a) Rumpfmuskeln	155
" " der Fische und Dipnoër	155
" " Amphibien	156
" " Reptilien	158
" " Vögel	159
" " Säuger	160
b) Diaphragma	162
c) Muskeln der Gliedmaßen	163
d) Die Augenmuskeln	164
Viszerale Muskeln	165
" " der Fische	165
" " Amphibien	166
" " Amnioten	167
Rückblick	168
D. Elektrische Organe	169
E. Nervensystem	172
I. Das centrale Nervensystem	174
Hirn- und Rückenmarkshäute	175
1. Das Rückenmark (Medulla spinalis)	175
2. Das Gehirn (Cerebrum). Allgemeine Übersicht	177

	Seite
Das Gehirn der Fische	183
" " " " Amphioxus	183
" " " " Cyclostomen	184
" " " " Selachier	185
" " " " Ganoiden	187
" " " " Teleostier	188
" " " Dipnoi	191
" " " Amphibien	192
" " " Reptilien	194
" " " Vögel	199
" " " Säuger	201
II. Peripheres Nervensystem (Allgemeines)	208
1. Rückenmarksnerven	210
2. Gehirnnerven (Allgemeines)	211
Augenmuskelnerven	214
Nervus trigeminus	215
Nervus facialis	216
Nervus acusticus	219
Vagusgruppe	220
Accessorius (Willisii)	221
Spino-occipitale Nerven und Nervus hypoglossus	221
Sympathicus	223
Rückblick	225
III. Sinnesorgane (Allgemeines)	227
Hautsinn	228
1. Stäbchenförmige Organe bei Fischen, Dipnoern und Amphibien	228
a) Nervenbügel	228
der Fische und Amphibien	228
b) Endknospen und Geschmacksorgane	231
c) Tastzellen und Tastkörperchen	232
d) Kolbenkörperchen	235
Geruchsorgan (Allgemeines)	236
der Fische	237
" " Dipnoer	239
" " Amphibien	239
" " Reptilien	241
" " Vögel	242
" " Säuger	243
Organon vomero-nasale (Jakobson'sches Organ)	248
Sehorgan (Allgemeines)	250
der Fische und Dipnoer	254
" " Amphibien	258
" " Reptilien und Vögel	259
" " Säuger	261
Retina	261
Hilfsorgane des Auges	264
a) Augenmuskeln	264
b) Augenlider	265
c) Drüsen	266
Gehörorgan (Allgemeines)	269
der Fische und Dipnoer	273
" " Amphibien	275
" " Reptilien und Vögel	277
" " Säuger	279
Knöchernes Labyrinth und die Schnecke der Säugetiere	281
Histologie der Säugetierschnecke	282
Äußeres Ohr	283
Rückblick	285

	Seite
F. Organe der Ernährung	290
Der Darmkanal und seine Anhänge	290
Mundhöhle	291
Zähne (Allgemeines)	294
" der Fische, Dipnoer und Amphibien	296
" " Reptilien und Vögel	298
" " Säuger	299
Mundhöhlendrüsen	303
" der Amphibien	304
" " Reptilien	304
" " Vögel	304
" " Säuger	305
Zunge	305
" der Fische und Dipnoer	305
" " Amphibien und Reptilien	306
" " Vögel	308
" " Säuger	309
Glandula thyroidea	309
Glandula thymus	311
Speiseröhre, Magen und Darmkanal	312
" der Fische, Dipnoi, Amphibien	312
" " Reptilien	315
" " Vögel	316
" " Säuger	317
Histologie der Darmschleimhaut	321
Anhangsorgane des Darmkanals	323
Leber	323
Bauchspeicheldrüse (Pankreas)	325
Rückblick	326
G. Atmungsorgane	330
I. Kiemen	331
" der Fische	332
" " Dipnoer	337
" " Amphibien	338
II. Schwimmblase und Lungen	340
1. Die Schwimmblase	340
2. Die Lungen	341
Luftwege und Kehlkopf	344
" der Dipnoer	344
" " Amphibien	345
" " Reptilien	347
" " Vögel	348
" " Säuger	350
Die Lungen im engeren Sinne	354
" der Dipnoer	354
" " Amphibien	354
" " Reptilien	355
Lunge und Luftsäcke der Vögel	358
" Säuger	361
Peritoneum und Pleura	363
Pori abdominales	364
Rückblick	366
H. Organe des Kreislaufs (Gefäßsystem) (Allgemeines)	369
Das Herz und seine Gefäße	377
" der Fische	377
" " Dipnoi	379
" " Amphibien	379
" " Reptilien	382
" " Vögel und Säuger	385

	Seite
Arteriensystem	388
Venensystem	391
" der Fische	391
" Dipnoi	394
" Amphibien	395
" Amnioten	397
Lymphgefäßsystem	398
Rückblick	402
J. Organe des Harn- und Geschlechtssystems	404
Entwicklungsgeschichte	405
Pronephros	405
Mesonephros	406
Metanephros	408
Die männlichen und weiblichen Geschlechtsgänge	409
Geschlechtsdrüsen	410
Eierstock	410
Hoden	412
Harnorgane	412
" der Fische	412
" Dipnoer	416
" Amphibien	416
" Reptilien und Vögel	420
" Säuger	422
Geschlechtsorgane	424
" der Fische und Dipnoer	424
" Amphibien	431
" Reptilien und Vögel	436
" Säuger	438
Begattungsorgane	445
" der Fische	445
" Amphibien	446
" Reptilien	447
" Vögel	448
" Säuger	450
Nebenniere	456
Rückblick	463

Anhang.

Sachregister	464
------------------------	-----

Verzeichnis und Erklärung der im Texte figurierenden Tiernamen¹⁾.

- | | |
|--|---|
| <p>Acanthias, eine zu den Spinacidae gehörige Hai-fischgattung.</p> <p>Acanthodes, fossiler Seitenzweig der Haifische (Permformation).</p> <p>Acanthopterygii, die eine der beiden großen Abteilungen der Knochenfische (Hartflosser).</p> <p>Acerina, Kaulbarsch.</p> <p>Acipenseriden, Störe (Knorpelganoiden).</p> <p>Aerobata, Kletterbeutler.</p> <p>Aëtosaurus, fossile Panzerechse aus dem Keupersandstein von Württemberg.</p> <p>Agamen, Eidechsen der wärmeren Zone (Crassilingua).</p> <p>Aglossa, zungenlose Batrachier (in heißen Gegenden, besonders der neuen Welt.)</p> <p>Ailuridae, Katzenbären.</p> <p>Alytesobatrachians, Geburtshelferkröte (Feßler).</p> <p>Amblystoma, amerikanische Molchfamilie.</p> <p>Amia, Knochenganoid.</p> <p>Ammocoetes, Larve des Neunauges (Petromyzon).</p> <p>Ammodytes, Sandaal.</p> <p>Amphioxus, Lanzettfisch (Repräsentant der Acrania).</p> <p>Amphisbänen, Familie der Doppelschleichen, zu der Unterordnung der Ringelchsen (Annulata) gehörig.</p> <p>Amphiuma, eine Familie der Derotremen (s. diese).</p> <p>Anableps, ein zur Familie der Schmerlen gehöriger Knochenfisch (Guiana).</p> | <p>Anas, Ente.</p> <p>Anchitherium, fossile Form der Equiden (Miocän).</p> <p>Anguis (fragilis), Schleiche (fußlose Echse, Blindschleiche).</p> <p>Anolis, Eidechsenart aus der Gruppe der Iguanidae (Westindien, Südamerika).</p> <p>Anthracosaurus raniceps, ein fossiler, der Kohlenperiode angehöriger Lurch.</p> <p>Anthropoiden s. Anthropomorphen menschenähnliche Affen (Orang, Gorilla, Chimpanse, Hylobates).</p> <p>Anuren, ungeschwänzte Amphibien (Frösche, Kröten etc.).</p> <p>Apoda oder Amphibia apoda, fußlose Amphibien. Vergl. Gymnophionen.</p> <p>Apteryx, Kiwi, Zwergstrauß.</p> <p>Archaeopteryx, fossile Mittelform zwischen Echse und Vogel, aus dem Jura von Solenhofen.</p> <p>Archegosaurus, fossile Amphibienform von krokodilartiger Gestalt (Permformation).</p> <p>Arctomys (marmotta), Murmeltier.</p> <p>Ardea, Reiher.</p> <p>Argentinus, ein zu den Salmoniden gehöriger Knochenfisch.</p> <p>Arius, eine Gattung der Welse.</p> <p>Artiodactyla, Paarhufer.</p> <p>Arvicola, Wühlmaus (Nager).</p> <p>Ascalaboten, Haftzeher, Geckonen. Eidechsen der wärmeren und heißen Zone (Crassilingua).</p> |
|--|---|

¹⁾ Soweit sie nicht schon im Texte selbst erklärt sind.

- Ascidiën, Seescheiden. Gehören zu den Wirbellosen und sind einzeln lebende, oder zu Kolonien verbundene, sackförmige, meist feststehende Manteltiere mit gitterförmig durchbrochenem Kiemensacke. Die Larven besitzen einen Ruderschwanz.
- Ateles, eine zu den Westaffen (Platyrrhinen) gehöriger Klammersaffe.
- Axolotl, Larve eines Molches, welche als solche die Geschlechtsreife erreicht (Mexico).
- Balistes, Hornfisch aus der Gruppe der Plectognathi (Sclerodermi).
- Batrachoseps, eine amerikanische, zur Gattung Spelerpes gehörige Salamanderform.
- Batrachus, Meerfisch aus der Abteilung der Acanthopterygii cotto-scombriformes.
- Bdellostoma, ein zur Gruppe der Cyclostomen (Abteilung Myxinoideen) gehöriger Fisch aus dem südlichen stillen Ozean.
- Belideus, Kletterbeutler.
- Belone, ein zu der Gruppe der Scombroideae gehöriger Knochenfisch.
- Beluga, eine zu der Gruppe der Fische-säugetiere (Abteilung Delphiniden) gehörige Form (Weißwal, nordische Meere).
- Blennius (Blenniiden), zu der Gruppe der Acanthopteri gehörige Form, Schleimfische.
- Bombinator, Unke, Feuerkröte.
- Bovidae s. Bovinae, Gruppe der Rinder.
- Bradypus, Faultier (Gruppe der Edentaten).
- Branchiosaurus, fossiler Molch der Kohlenperiode.
- Brontotherium, fossiles Huftier aus dem Eocän Nordamerikas.
- Bufonen, Kröten.
- Caducibranchiaten, geschwänzte Amphibien (Molche), welche nur während der Larvenzeit mit Kiemen, später aber mit Lungen atmen.
- Calamioichthys gehört zu der Gruppe der Knochenganoideen (West-Afrika).
- Caniden, Geschlecht der hundeartigen Tiere (Hund, Wolf, Fuchs etc.).
- Caprinae, Ziegen, Steinböcke.
- Capromys, Ferkelratte (Gruppe der Nagetiere) [Cuba].
- Carcharias, eine Hai-fischform.
- Carinaten, Flugvögel mit Muskelleiste (Carina) auf dem Brustbein.
- Carnivoren, Raubtiere mit den Familien der Hyänen, Hunde, Katzen, Viverren, Marder und Bären.
- Castor fiber, Biber (Ordnung der Nagetiere.)
- Casuarius, Kasuar, aus der Gruppe der straßenartigen (Lauf-) Vögel (Neuguinea, Ostindien, ostindische Inseln).
- Cavia, Meerschweinchen (Gruppe der Subungulaten).
- Cebus, ein zu den Westaffen (Platyrrhinen) gehöriger Rollaffe.
- Centetes, Borstenigel (Madagaskar), gehört zur der Ordnung Insektivoren.
- Centrophorus, eine Hai-fischform.
- Cephalaspidae, Panzerganoideen aus den devonischen und oberkarbonischen Formationen (gehören mit zu den ältesten Fischen).
- Ceratodus, Doppelatmer (Dipnoer) Unterordnung: Monopneumones. Queensland.
- Ceratophrys, südamerikanische Frosch-Gattung.
- Ceratopsidae, Dinosaurier, bzw. Stegosaurier-Gruppe aus der nordamerikanischen Kreide.
- Cercopitheus, ein zu den Schmalnasen gehöriger Affe.
- Cervidae, geweihtragende Paarhufer (Elen, Renntiere, Damhirsche, Reh, Hirsch, Zwerghirsche).
- Cervus capreolus, Reh.
- Cetaceen, Fische-säugetiere, Walfiere.
- Chaetodonten, Klippfische aus der Familie der Squamipennes.
- Champsoosaurus, rhynchocephalenartiges Reptil (fossil) [Kreide und Eocän].
- Chauliodus, Meerfisch aus der Familie der Sternopterygidae.
- Characiniiden, Fischfamilie der Physostomi abdominales.
- Chelone, Schildkröte (Chelone midas = Riesenschildkröte).
- Chelonier, gleichbedeutend mit Schildkröten.
- Chelydra, Schweifschildkröte.
- Chelys, Lurche-schildkröte.
- Chiloscyllum, eine Hai-fischform.
- Chimaeren (Holocephalen), Abteilung der Selachier.

- Chlonis**, Scheidenschnabel. Eine auf die südliche kalte Zone beschränkte Form von Sumpfvögeln (Grallae).
- Chiropteren**, Fledermäuse.
- Chlamydoselache**, niedere Haifischform, zur Gruppe der Notidaniden gehörig. Die Zähne ähneln denjenigen von *Cladodus* aus der mittleren devonischen Formation.
- Choeropus**; Stutzbeutler (Familie der Beuteldachse).
- Choloepus** (Unau) gehört zu den Zahnarmen (Fauntiere).
- Chrysocloris**, Goldmaulwurf, Goldmull. Kapkolonie.
- Chrysophys**, Goldbrassen, Fisch aus der Gruppe der Sparidae.
- Cinosternidae**, Klapp-Schildkröten (Amerika).
- Clupeiden**, Familie der Heringe.
- Cnemidophorus**, Eidechse aus der Gruppe der Ameividae.
- Cobitis**, Schlammpeitzger (Familie der Schmerlen).
- Cocillia**, gehört zu den fußlosen Amphibien (Gymnophionen).
- Coclogonyx**, südamerikanische Form der Subungulaten (verwandt mit dem Meerschweinchen).
- Columbinae**, taubenartige Vögel.
- Colymbus**, Tauchervogel, Seetaucher.
- Compsognathus**, fossile Reptilienform mit langem Hals; Becken und Hinterfüße sehr vogelähnlich (gehört zur Ordnung der Dinosauria, U. O. Theropoda). Lithogr. Schiefer von Kehlheim.
- Condylura**, Sternmull, eine amerikanische Maulwurf-Form.
- Coregonus**, Felch (Abteilung der Salmoniden).
- Corvus corone**, Rabenkrähe.
- Coryphodon**, eine fossile Huftierform aus dem nordamerikanischen Eocän.
- Cottus**, gehört zur Familie der Panzerwangen (Ordnung der Hartflosser. Vergl. *Acanthopteri*).
- Crassilingua**, Dickzüngler, Eidechsenformen der wärmeren Gegenden der alten und neuen Welt.
- Crossopterygii**, quastenflossige Ganoiden mit zwei breiten Kehlplatten und gepanzertem Schädel. Finden sich schon im Devon und Carbon. Dahin gehören die rezenten *Polypteridae*.
- Cryptobranchus** s. *Salamandra maxima*, *Derotrem* Japans, nahe verwandt mit *Menopoma*.
- Cyclodus**, ein zu den Scincoidae (Sandechsen) gehöriger Saurier (Neuholland).
- Cyclostomen**, Rundmäuler, eine niedere Abteilung der Fische.
- Cyclothurus**, Untergattung der zu den Edentaten zu rechnenden Gattung *Myrmecophaga* (s. *Derotrem*).
- Cygnus**, Singschwan.
- Cyprinodonten**, Zahukarpfen.
- Cyprinoiden**, karpfenartige Fische.
- Cypselus** (*Cypselidae*), Vogelfamilie aus der Ordnung der Makrochires.
- Daetylethra** (*Daetylethridae*), eine Familie der ungeschwänzten Amphibien aus der Gruppe der Aglossa (Afrika).
- Dasyprocta** (*Dasyproctina*), gehört in die Unterordnung der Hystriichida und weiterhin zu den Nagern (verwandt mit dem Meerschweinchen).
- Dasypus**, Gürteltier, Armadill, Tatu, gehört zu den Edentaten (Südamerika).
- Dasyurus** (*Dasyuridae*), Beutelmarder (zu den Raubbeutlern gehörig).
- Dendrolagus**, Baum-Känguruh.
- Derotremen**, Gruppe der geschwänzten Amphibien mit persistierendem Kiemenloch auf jeder Seite des Halses (Mittelformen zwischen Perennibranchiaten und Salamandriden).
- Didelphys**, Beutelratte (Amerika).
- Dinoceras**, eine fossile Huftierform (Eocän Amerikas).
- Dinornis**, subfossiler Laufvogel (Strauss) Neuseeland. Bis zu $3\frac{1}{2}$ Meter hoch.
- Dinosaurier**, fossiles Land- und Sumpfreptiliengeschlecht der Sekundärperiode, mit langem Halse und langen Hintergliedmaßen, die vielfach eine aufrechte Stellung ermöglichten. Fleisch- und Pflanzenfresser; z. Tl. kleine, z. Tl. ungeheure Tiere.
- Dipnoi** (*Dipnoë*) Doppelatmer, Form zwischen Fischen und Anstralien, Afrika, Südame.
- Discoglossus**, Scheibenzü. Eine Froschform der Küstenländer des Mittelmeers.

Discosaurus, fossiler Molch der Kohlenperiode.

Draco (volans) = eine zur Gattung der Agamidae gehörige, mit einer als Fallschirm fungierenden Hautfalte an den Seiten des Körpers. Java.

Dromaeus, ein holländischer Strauß.

Dugong = Halibore du gong, gehört zur Abteilung der Seekühe (Sirenia). (Indischer Ocean.)

Echidna, Ameisen-Igel, gehört zu den Kloakentieren (Monotremes). Neu-Süd-wales, Van diemensland.

Edentaten, Ordnung der Zahnarmen. Bruta.

Egernia, gehört zur Scincoiden-Gattung Cyclopus (Saurier.)

Elasmobranchier = Haifische (Selachier).

Ellipsoglossa, japanischer Molch.

Embiotocidea = Haleconoti, Lippfische. Familie der Gruppe der Pharyngognathi (Unterordnung der Acanthopteri), Westküste von Californien.

Emydura s. *Platemys*. Schildkröte aus der Familie der Cheloniidae.

Emys (Emydeen), Sumpfschildkröte.

Enaliosaurier, fossile Meer-Saurier (Ichthyosaurus, Plesiosaurus etc.) der Sekundärperiode und z. T. auch noch der Kreideformation.

Engraulis (Engraulina), Fischgruppe aus der Familie der Clupeoidei.

Eosaurus, fossiler Enaliosaurier (s. diese), Amerika.

Epiërium, gleichbedeutend mit Ichthyophis, gehört zu den fußlosen Amphibien, den Apoda oder Gymnophionen.

Erinaceus (europaeus), Igel.

Erythrinen, Fisch-Gattung aus der Familie der Characniden.

Esoc (lucius), Hecht.

Felinen s. Feliden, katzenartige Raubtiere.

Fissilinguia, Spaltzüngler, Gruppe der Reptilien.

Fringillidae, Finken.

Fulie (atra), Bleßhuhn (auf Seen und Europas, Zugvogel).
liden), Schellfisch (Gruppe der
s, Weichflossentrabiler).

Galeoœcus, Flattermaki (Sundainseln etc.), gehört zur Ordnung der Halbaffen.

Galeus, eine Haifischform.

Ganoiden, Schmelzschrupper.

Ganocephalen, fossile Amphibienformen aus der Ordnung der Stegocephalen (Carbon).

Gasterosteus; Stiebling.

Geckotiden = Ascalaboten, Haftzehner, Eidechsen der wärmeren und heißen Zone.

Glires (s. Rodentia), Nagetiere.

Globiocephalus gehört zur Gattung der Delphine.

Gobio, Grundling, Fisch aus der Gruppe der Karpfen.

Grus (cinerea), Kranich.

Gymnodontes, Fischfamilie der Haftkiefer oder Plectognathi.

Gymnophionen, fußlose Amphibien von walzen- (wurm-) förmiger Körpergestalt. Schleichenlurche oder Apoda, Bewohner der wärmeren und heißen Zone.

Gymnotus (Gymnotiden), Zitteraal, aalähnliche Süßwasserfische aus dem tropischen Südamerika.

Halichoerus, gehört zur Familie der Seehunde.

Halibore, Dugong, aus der Gruppe der Sirenia oder Seekühe (indischer Ocean).

Halitherium, fossile Form der Borkentiere (Rhytina) Gattung Sirenia.

Halmaturus (s. Macropus), Känguruh.

Harengus, Hering.

Hatteria, uralte, primitive Saurierform Neuseelands, welche sich durch eine Menge Besonderheiten von den übrigen Echsen unterscheiden.

Heloderma, Krusteneidechse Amerikas, besitzt Giftzähne.

Hemidactylus, Ascalaboten- (Geckonen-) Form. Eidechsen der wärmeren und heißen Zone.

Heptanchus, Haifisch aus der Familie der Notidaniden, mit sieben Kiemenöffnungen.

Hesperornis, Zahnvogel aus der nordamerikanischen Kreideformation.

Heterobranchus, eine Form der Welse (Afrika, ostindischer Archipel).

Hexanchus, Haifisch aus der Familie der Notidaniden, mit sechs Kiemenöffnungen.

Hipparion, fossile Form der Equinen (Pliocän der alten Welt).

Hippopotamus, Flußpferd.

- Holocephalen**, Gruppe der Selachier.
- Hyacmoschus**, artiodaktyle Huftierform aus der Gruppe der Tragulidae.
- Hydrochoerus**, Wasserschwein, Gruppe der Hußfötter (Subungulaten).
- Hyla** (arborea), Laubfrosch.
- Hylobates**, eine Form der anthropoiden (menschenähnlichen) Affen. Gibbon.
- Hylonomus**, ein fossiles, der Kohlenformation angehöriges Amphibium.
- Hyperoodon**, eine Form der Zahnwale (Delphinidae).
- Hypostoma** (Hypost. matina), eine Abteilung der Welse.
- Hypudaenus**, aus der Abteilung der Wühlmäuse (Arvicolidae) (Ordnung der Nager).
- Hyracoidea**, eine kleine, zur Ordnung der Plathußer oder Lamnugia gehörige Gruppe (Klippschliefer, Klippdachs).
- Hystrix**, Stachelschwein.
- Ichthyoden**, Perennibranchiaten, S. diese.
- Ichthyophis**, gleichbedeutend mit Epiurium, eine Familie der Schleichenlurche. (Apoda, Gymnophionen).
- Ichthyopsiden**, Kollektivname für Fische, Dipnoer und Amphibien.
- Ichthyornis**, Zahnvogel aus der Kreideformation Nordamerikas.
- Ichthyosaurus** s. Enaliosaurier.
- Iguana**, Leguan, eine Eidechsenform Westindiens und Südamerikas.
- Insektivoren**, Insektenfressende Ordnung der Säugetiere, zu welcher z. B. die Familie der Igel, Spitzmäuse und Maulwürfe gehören.
- Kallichthys**, Fisch aus der Gruppe der Welse. Flüsse Südamerikas, welche sich in den atlant. Ocean ergießen.
- Katurrhinen**, Affengruppe der Schmalnasen. Auf die östliche Halbkugel beschränkt, deshalb auch Affen der alten Welt genannt.
- Kiwi**, Apteryx, Zwergstrauß, Neuseeland.
- Labrus** (Labriden), Lippfische (Gruppe der Pharyngognathi).
- Labyrinthbranchia**, Labyrinthfische, welche zu den Acanthopteri (s. diese) gehören. Die Kiemenhöhle führt in eine Nebenhöhle, welche zur Respiration in Beziehung steht.
- Labyrinthodonten**, Unterordnung der Stegocephalen. Fossile Amphibien aus der Perm-, karbonischen und Triasformation.
- Lacerta** (Lacertilier), Eidechse.
- Lagomorpha** s. Leporida, hasenartige Nagetiere.
- Lagostomus**, Hasenmaus (Südamerika).
- Lamellirosres**, Entenvögel (Leistenschnäbler).
- Lamna** (cornubica), Heringshai.
- Lamnugia** oder Plathußer (vgl. Hyracoiden).
- Lemmus**, Lemming (Gruppe der Nager).
- Lemuren**, Familie der Halbaffen (Prosimii). (Madagaskar, Afrika, Inseln Südasiens.)
- Lepidosiren paradoxa**, gehört zu den Dipnoi. Unterordnung Dipneumona. Südamerika.
- Lepidosteus**, gehört zur Gruppe der Knocheuganoiden (Nordamerika, Cuba).
- Lepilemur**, Ordnung der Halbaffen (Madagaskar).
- Lepus** (Hase).
- Lophobranchier**, Büschelkiemer, (eine Ordnung der Knochenfische).
- Lutra** (vulgaris), Fischotter.
- Maeacus**, ein zu den Schmalnasen gehöriger Affe.
- Makrochelys**, gehört zur Gruppe der Schildkröten.
- Mallotus**, gehört zur Gruppe der Salmoniden.
- Malopterus**, Zitterwels (Nil).
- Manatus**, Manati, eine Gattung der Sirenia (s. diese).
- Manis** (Manidae), Schuppentiere, zu den Edentaten gehörig. (Afrika, Indien.)
- Marsupialier**, Beuteltiere.
- Megapodius**, gehört zur Gruppe der Großfußhühner (australische Region) = Familie der Hühnervögel (Gallinaei).
- Melanerpeton** = ein fossiles, der Kohlenformation angehöriges, geschwänztes Amphibium.
- Menobranchus**, Kiemenmolch (Nordamerika) (= Necturus).
- Menopoma**, gehört in die Gruppe der Derotremen, eine Gruppe der geschwänzten Amphibien.

- Mikrochiroptera**, Kleinfledermäuse.
Monitor, Eidechsenform, gehört z. Familie der Varanidae (östl. Halbkugel; warme Zone).
Monotremen, Kloakentiere, niederste Säugetiere (Süd- und Ostaustralien, Van-diemensland).
Mormyriden, eine für die Süßwasser-Seen des trop. Afrika charakteristische Fisch-Familie.
Muraena Helena, gemeine Muräne (Mittelmeer, atlant. Ozean, Mauritius, Australien).
Muränoiden s. Muräniden, Aale.
Muriden s. Murinen (von Mus), Mäuse und mäuseartige Tiere.
Mustela, Mustelidae, marderartige Tiere.
Mustelus, Haifisch.
Myliobatiden, Rochen.
Myomorpha, mäuseartige Tiere.
Mymecobius, Spitzbeutel, Ameisenbeutel (West- und Südanstralien).
Myrmecophaga, Ameisenbär, zu den Edentaten gehörig (Südamerika).
Myxinoiden, eine Abteilung der Cyclostomen, eine niedere Fischgruppe (Rundmäuler).
Necturus = Menobranchius s. d.
Neotragus, eine Antilopengattung (Guinea).
Notidaniden, niedere Haifischfamilie.
Notodelphys, Nototrema, ein Frosch mit einer Brusttasche auf dem Rücken (Venezuela).
Odontornithes, fossile Zahnvögel.
Ophidier, Schlangen.
Opossum, virginische Beuteltart.
Ornithorhynchus, Schnabeltier (Gruppe der Monotremen).
Orthogoriscus (mola), Sonnenfisch, eine Gattung der Gymnodontes (gemäßigte und tropische Meere).
Orycteropus, Erdferkel (Süd- und Mittelfrika). Gehört zur Gruppe der Edentaten.
Osmerus, gehört zur Gruppe der Salmen.
Otis (tarda), große Trappe (gehört zu den Schnepfvögeln).
Ovinae, Schafe.
Palaeohatteria, fossiles, sehr primitives, mit Hatteria (s. diese) verwandtes Reptil aus der Permformation. Besitzt vielfache Beziehungen zu den Stegocephalen.
Palaeotherium, fossile, tapirähnliche Säugetierform (Unteroligozän von Europa).
Passeres, Sperlingsvögel.
Pediculati, Armflosser (Gruppe der Knochenfische).
Pelobates, Erdfrosch, Krötenfrosch.
Perameles, Beuteldachs (gehört zu den fleischfressenden Brutlern Neuholands und Amerikas).
Pereia fluviatilis, Flußbarsch.
Perennibranchiaten = Ichthyoden, zeit lebens kienmenatmende, geschwänzte Amphibien (Proteus, Siren lacertina, Menobranchius).
Perissodactyli, Unpaarhufer (Equinen).
Petrobates = ein fossiles, der Kohlenformation angehöriges, geschwänztes Amphibium.
Petromyzon, gehört zu den Fischen, welche kein eigentliches Kieferskelett besitzen, d. h. zu den Rundmäulern, Cyclostomen.
Phalangista, pflanzenfressender Beutler (Neuholland).
Phascogale, Beutelbilch (aus der Gruppe der Raubbeutler).
Phascolarctos, pflanzenfressender Beutler (Neu-Süd-Wales).
Phascolumis, Wombat, gehört zu den pflanzenfressenden Beuteltieren Neuholands.
Phoca, Seehund (Familie der Flossenfüßer oder Pinnipedier).
Phocaena, gehört zur Familie der Delphiniden.
Phoenicopterus, Flamingo (Abteilung der Lamellirostres).
Phrynosoma, Echsenform (Agamenform) Amerikas.
Phylloactylus, gehört zur Gruppe der Ascalaboten (Eidechsen der warmen und heißen Zone).
Phyllomys, gehört zur Gruppe der Nagetiere.
Pinnipedier, Flossenfüßer, zu welchen das Walroß und die Ohrrobben gehören.
Pipa (Pipidae), Familie der ungeschwänzten Amphibien aus der Gruppe der Aglossa (Amerika).
Plakodermen, die ältesten Fische (resp. Wirbeltiere) des Silurs und Devons, charakterisiert durch einen Hautknochenpanzer.

Platydaetylus, der gemeine Gecko (vgl. die *Ascalaboten* (Eidechsen der warmen und heißen Zone).

Platyrrhinen, Affengruppe der Plattenaffen. Affen der westl. Halbkugel, neuweltliche Affen.

Platystomidae, Fische aus der Gruppe der *Pinclodina* (Welse).

Plectognathi, Haftkiefer (Fischgruppe, zu welcher die *Gymnodontes* und *Sclerodermi* gehören).

Plesiosaurus, gehört zu den fossilen Meerechsen der Juraformation.

Plestiodon, Echsenform aus der Abteilung der *Scineoide*.

Plethodon, eine Molchgattung Amerikas.

Pleuranthus, fossile Ur-Selachier (Carbon, Perm).

Pleuronectes, Scholle, Flunder, gehört zur Familie der Plattfische.

Plotosus (*Plotosina*), Gruppe der Welse.

Podiceps, Unterfamilie der *Colymbidae* (*Scetaucher*).

Polychaeten, im Meere lebende Borstenwürmer. O. d. Anneliden oder Ringelwürmer.

Polyodon (*Spatularia*), Löffelstör (*Mississippi*).

Polypertus, gehört zur Gruppe der Knochenganoiden (Nil).

Primates, höchste Säugetiere (Affen und Mensch).

Pristinrus, Selachier (Hai).

Proboscidea, Rüsselträger.

Procyonidae, Waschbären.

Propithecus, Schleiermaki. O. der Halbaffen. (Madagaskar).

Prosimier, Halbaffen.

Proterosaurus, fossile Echsenform von rhynchocephalenartigem Charakter (*Kupferschiefer* von Deutschland).

Protens, kiemenatmender Molch (Karst-Gebirge).

Protopterus, Doppelatmer (*Dipnoer*), Unterordnung: *Dipneumona*. Afrika.

Pseudopus, Scheltopusik, gehört zu den Sauriern (Echsen), und zwar zu den *Brevilingua*. Südosteuropa, Kleinasien, Nordafrika.

Psittacus, Papageien.

Pteraspidae, Panzerganoiden aus den devonischen und oberäurischen Schichten (gehören mit zu den ältesten Fischen).

Pterodactylus, Flugechse (fossil), lithogr. Schiefer von Solenhofen.

Pterosaurier, fossile Flugechsen.

Python, Pythonschlange, Riesenschlange der alten Welt.

Pythonomorphen, eine fossile, auf die Kreide beschränkte Mittelform zwischen Echsen und Schlangen.

Quadrupeden, Vierfüßler.

Querder, Larve von *Petromyzon* (Fische aus der Abteilung der *Cyclostomen*).

Rajida, Rochen.

Ranodon, sibirischer Molch.

Raptatores, Raubvögel.

Rasores = Hühervögel.

Ratiten, Laufvögel, Strauße.

Rhamphorhynchus, fossile Flugechse aus dem Jura.

Rhea (*americana*), südamerikanischer Strauß (Familie: *Rheidae*).

Rhinoderma, ungeschwänztes Amphibium aus der Familie der *Engystomidae*.

Rhinolophus (*Rhinolophina*), eine Familie der Fledermäuse.

Rhynchocephalen, eine den gemeinsamen Ausgangsformen der Reptilien nahe stehende, primitive, fossile, eidechsenartige Tiergruppe, deren heutiger Vertreter die neuseeländische *Hatteria punctata* ist.

Rodentia, Nager.

Ruminantia, Wiederkäuer.

Salamandrina perspicillata, Brillensalamander (Italien).

Salmoniden, salmartige Fische.

Sarginae, Gruppe der Fischfamilie *Sparidae* (Meerbrassen).

Saurier, Echsen, Eidechsen.

Sauropsiden, Kollektivname für Reptilien und Vögel.

Sauropterygier, fossile Flugechsen.

Scalops, Wassermull, eine amerikanische Maulwurf-Form.

Seinke, Skinke, Schleichen mit verkümmerten, bezw. unter der Haut versteckten Gliedmaßen, z. T. von Schlangenform, Blindschleiche z. B.

Sciurus, Eichhörnchen.

Scomber scombrus, gehört zur Gruppe der Makrelen (Seefische).

Scyllium (*Scilliiden*), Haifisch.

Scymnus, Haifisch.

Sclachii, Haifische im weitesten Sinu.

Semnopithecus, Schlankaffe (Ostindien).

Seps chalcides, gehört zu den Seinken (Eidechsen, bezw. Schleichen mit verkümmerten Gliedmaßen).

Serranus, Sägebarsch (*Acanthopteri*).

Silurus (*Siluroidei*), Wels, Welse.

Simia troglodytes, Gorilla.

Siphonops annulatus, gehört zu den fußlosen Amphibien, den wurmartig gestalteten Schleichenlurchen oder Gymnophionen.

Siredon pisciformis (Axolotl), geschlechtsreif werdende Molch-Larve.

Siren (*Iacertina*) kiemenatmendes, geschwänztes Amphibium (Nordamerika).

Sirenen (*Sirenin*), Seekühe (pflanzenfressende Fischeäsaugetiere).

Skaphirhynchus, Störform (Mississippi und Zentralasien).

Skarus, Skariden Gattung der Labriden (Lippfische).

Sorex (*Soricidea*), Spitzmäuse (Insektenfresser).

Spalax, manwurfartiges Tier (Nager).

Spatularia (s. *Polyodon*), gehört zu den störrartigen Fischen (Knorpelganoiden).

Spelerpes, eine Molchgattung, Südwest-europa, Nordamerika.

Sphargis, Schildkrötenform.

Sphenodon = *Hatteria*. S. d.

Spinax (*Spinaces*), Haifisch.

Squaliden, Haie im engeren Sinne, im Gegensatz zu *Holocephalen* und Rochen.

Squatina, Meer-Engel, aus der Haifischgruppe der *Rhinidae*.

Steganopoden, Ruderfüßler, eine Ordnung der Vögel, wohn u. a. der Pelikan, Sula und die Fregatt-Vögel gehören.

Stegocephalen, fossile Amphibien mit wohl entwickeltem Schwanz. Thorakalplatten oder ein Bauchpanzer vorhanden. Schädel nach den Seiten und nach oben durch Deckknochen vollkommen geschlossen. (Daher der Name!)

Stegosaurier, eine Gruppe fossiler Reptilien (*Saurier*), Jura bis Kreide.

Stenops, gehört zur Gruppe der Lemuren (Familie der Halbaffen.)

Sterna, Seeschwalbe.

Suidae, Familie der Schweine.

Struthio, Strauß.

Sturionen, Störe.

Synbranchii, s. *Symbranchidae*, eine Fischfamilie, bei welcher die Kiemen-spalten zu einem, an der Bauchseite liegenden Schlitz verschmolzen sind.

Syngnathus, Seeadel (gehört zu den Büschelkiemern, eine Ordnung der Knochenfische).

Talpa (*europaea*), Maulwurf.

Tatusia, hybrida = Gürteltier (*Edentaten*).

Teleosaurus, fossile, gravalartige Krokodilform (*Dogger*).

Teleostier, Knochenfische.

Testudo (*Testudineen*), Schildkröte.

Thylacinus, Beutelwolf.

Thymallus, Fisch aus der Reihe der Salmoniden.

Tillotherium, eine fossile Huftierform aus dem nordamerikanischen Eocän.

Torpedo (*Torpedineen*), Rochen.

Trachysaurus, gehört zur *Scincoiden*-Gattung *Cyclodus* (*Saurier*).

Tragelaphus, eine Antilopengattung (*Senegambien* u. a.)

Traguliden, Zwerghirsche (Java, Sunda-Inseln).

Triakis, zu der Familie der *Carchariidae* gehörige Haifisch-Gattung.

Triceratops, ein zur Gruppe der *Ceratopsidae* gehöriger Dinosaurier (s. diese) aus der nordamerikanischen Kreideformation.

Triconodon, fossile Säugetier-Familie aus dem Jura (Molarzähne dreispitzig).

Trionyx, Schildkröte.

Tritonen, Wassermolche.

Tropidonotus (*natrix*) Ringelnatter.

Trygon, *Trygonidae*, Stachelrochen.

Tupajae, Unterfamilie der Spitzmäuse (Ostindien und benachbarte Inseln).

Turdus musicus, Singdrossel.

Tylopoden, Schwielenfüßler (Kamele, Lama, Huanako etc.).

Typhlops, gehört zu den Wurm-schlangen. *Ungulaten*, Huftiere.

XXII Verzeichnis und Erklärung der im Texte figurierenden Tiernamen.

Urodelen, geschwänzte Amphibien.

Uromastix (*spinipes*), zu den Erdagamen gehörige Eidechsen (Ägypten).

Ursidae, Bären.

Varanus (*Varanidae*), Waran-Eidechsen (sind auf die östliche Halbkugel beschränkt und repräsentieren, abgesehen von den Krokodilen, die größten lebenden Saurier.

Viverra civetta, Zibetkatze (*Viverridae* eine Familie der Raubtiere).

Würger, *Laniidae*, eine Vogelfamilie.

Xenacanthus, fällt unter denselben Gesichtspunkt wie *Pleuracanthus* (Ur-Haie).

Zeuglodon, fossile (tertiäre Gruppe der Fischeäugeltiere, Zahnwale.)

Zoarces, ein zu der Gruppe der Blenniden gehöriger Fisch (Hartflosser).

Einleitung.

I. Über das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie.

Die „vergleichende Anatomie“ hat die Aufgabe, den Bau des Tierkörpers vergleichend zu betrachten und dadurch die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere zu ermitteln. Bei dem Versuch, dieses Ziel zu erreichen, ist sie aber nicht selten darauf angewiesen, auch die **Ontogenie** und die **Paläontologie** mit in den Kreis ihrer Betrachtung zu ziehen. Erstere befaßt sich mit der Entwicklungsgeschichte des Individuums, letztere erstrebt die Kenntnis der untergegangenen Organismen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge, d. h. in ihrer Stammesgeschichte (Phylogenie).

Beide Wissenschaften ergänzen sich insofern, als die Ontogenie in ihren einzelnen Etappen eine im Individuum sich vollziehende Wiederholung der Stammesgeschichte darstellen kann. Dabei ist aber wohl im Auge zu behalten, daß jene Wiederholung in vielen Fällen als keine reine (Palingenese) zu betrachten ist, sondern daß häufig genug durch Anpassung erworbene „Fälschungen“ mit unterlaufen, welche die ursprünglichen Verhältnisse entweder gar nicht mehr oder doch nur mehr oder weniger verwischt zeigen (Cänogenese). Zwei Faktoren sind es, die hierbei eine wichtige Rolle spielen, die Vererbung und die Variationsfähigkeit. Während erstere das konservative, auf die Erhaltung des Bestehenden gerichtete Prinzip darstellt, resultiert aus der zweiten eine unter dem Einfluß des Wechsels äußerer Verhältnisse stehende Veränderung des Tierkörpers, den wir somit nicht als starr und unveränderlich, sondern gleichsam wie in stetigem Fluß begriffen aufzufassen haben. Die daraus hervorgehenden „Anpassungen“ werden dann, sofern sie ihrem Träger von Nutzen sind, wieder auf die Nachkommen vererbt werden und so im Laufe der Erdperioden zu immer weiteren Veränderungen führen. So stehen also Vererbung und Anpassung in steter Wechselwirkung, und wenn wir diese Tatsache in ihrer vollen Bedeutung erfassen, so eröffnet sich uns dadurch nicht nur ein Einblick in die Blutsverwandtschaft der tierischen Organismen im allgemeinen, sondern wir gewinnen daraus auch ein Verständnis für zahlreiche Organe und Organteile, die uns in ihrer rückgebildeten, rudimentären Form in fertigen, ausgebildeten Tierkörpern einfach unerklärlich sein und bleiben würden.

Eine weitere große Rolle in der Anbahnung eines klaren morphologischen Verständnisses spielt die Lehre von den Formelementen, sowie diejenige von den Funktionen, d. h. die **Histologie** und die **Physiologie**. Indem sich so alle auf den genannten Arbeitsgebieten

gewonnenen Resultate gegenseitig ergänzen und zu einem einheitlichen Ganzen durchdringen, entspringt daraus eine helle Leuchte für unsere Kenntnis der tierischen Organisation im allgemeinen, bzw. der Zoologie im weitesten Sinne.

Die Formelemente, d. h. die Bausteine des Körpers bestehen im wesentlichen aus **Zellen** und deren Abkömmlingen, aus **Fasern**. Sie verbinden sich zu **Geweben**, und aus diesen bauen sich die **Organe** auf, welche letztere sich dann weiterhin zu **Organsystemen** vereinigen.

Die Gewebe scheiden sich in folgende vier Hauptklassen:

1. In das **Epithel-** und in das genetisch auf letzteres zurückführbare **Drüsengewebe**;
2. in das **Stützgewebe** (Bindegewebe, Knorpel, Knochen);
3. in das **Muskel-**
4. in das **Nerven-** } **Gewebe**.

Auf Grund des physiologischen Verhaltens kann man das Epithel- und das Stützgewebe als passive, das Muskel- und das Nervengewebe als aktive Gewebe bezeichnen.

Unter Organen versteht man gewisse, auf eine bestimmte physiologische Funktion gerichtete Apparate, wie z. B. die gallenbereitende Leber, die mit dem Gasaustausch betrauten Kiemen und Lungen, das als Blutpumpe funktionierende Herz etc.

Die Organsysteme, wie sie der Reihe nach in diesem Buche abgehandelt werden sollen, sind folgende: 1. die äußeren Körperdecken, das sogenannte Integument; 2. das Skelett; 3. die Muskulatur mit den elektrischen Organen; 4. das Nervensystem mit den Sinnesorganen; 5. die Organe der Ernährung, der Atmung, des Kreislaufs, des Harn- und Geschlechtssystems, sowie endlich die Nebennieren.

II. Entwicklung und Bauplan des Wirbeltierkörpers.

Die befruchtete Eizelle teilt sich und durchläuft den sogenannten Furchungsprozeß, aus welchen die Bauelemente des Körpers, die Zellen, hervorgehen. Diese ordnen sich zu Blättern, die man als Keimblätter bezeichnet, und bei welchen man ein äußeres (Ektoderm), ein mittleres (Mesoderm) und ein inneres (Entoderm) unterscheidet. Aus dem Ektoderm bilden sich:

Das gesamte Nervensystem, die Sinneszellen, die Epidermis mit ihren Derivaten, die Mund- und After-Einstülpung (Stomodaeum und Proctodaeum), der orale Teil der Hypophysis cerebri und die Augenlinse.

Aus dem Entoderm entstehen in einem sehr frühen Entwicklungsstadium die sogenannte Rückensaite (Chorda dorsalis) und dann weiterhin die Darmepithelien, die Darmdrüsen, sowie die epithelialen Bestandteile der Lungen, der Schilddrüse, der Thymus, der Leber und der Bauchspeicheldrüse.

Alle diese sind also Abkömmlinge des äußeren und inneren Keimblattes, und diesen beiden, als den sogenannten primitiven epithelialen Keimblättern stellt man das mittlere Keimblatt gegenüber.

Letzteres ist eine phylogenetisch jüngere Bildung, von mehr sekundärem und weniger einheitlichem Charakter, gleichwohl aber

fallen ihm für den Aufbau des Wirbeltierkörpers folgende wichtige Aufgaben zu: Bildung der Stütz- und Bindesubstanz, d. h. des Bindegewebes, des Fettes, des Knorpels, der Knochen, der serösen Häute, der Muskulatur und endlich des Harn- und Geschlechtsapparates.

Ein im Mesoderm entstehender großer Spaltraum zerlegt dasselbe in eine den Körperdecken angehörige, parietale und in eine am Aufbau der Darmwand partizipierende, viszerale Schicht. Erstere bezeichnet man als Hautfaserblatt (Somatopleura), letztere als Darmfaserblatt (Splanchnopleura). Der die beiden Schichten trennende Spaltraum stellt die Körperhöhle, das Cölom, dar.

Der dorsale Bezirk des Mesoderms, welcher sich rechts und links entlang der Mittellinie erstreckt, zeigt schon in sehr früher embryonaler Zeit eine auf eine gegliederte Ahnform zurückweisende Gliederung oder **Segmentierung** in einzelne hintereinander liegende Abschnitte,

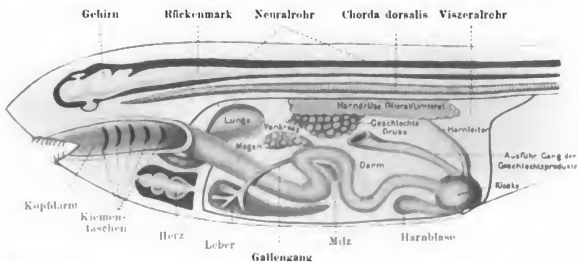


Fig. 1. Längsschnitt durch den Wirbeltierkörper. Schematische Darstellung.

welche man als Ursegmente, Urwirbel oder als Somiten bezeichnet. Die seitlich von diesen liegenden Teile heißen Seitenplatten. Jene Ursegmente enthalten das Material für den späteren Aufbau des Achsenskeletts, d. h. der Wirbelsäule, sowie der Rumpfmuskeln und eines Teiles des Urogenitalapparates. Diese primäre Gliederung ist von der erst später auftretenden Gliederung, wie sie sich im Aufbau der Wirbelsäule, der Rippen, der Spinalnerven etc. ausspricht, wohl zu unterscheiden.

Frühe schon entsteht auf der Rückenfläche des werdenden Tierkörpers eine lineare Einsenkung, die sogenannte Neuralrinne, welche sich später zum Neuralrohr schließt. Ventral davon liegt das bereits erwähnte Cölom oder das Viszeralrohr, und zwischen beiden ist bereits auch der Vorläufer des Achsenskeletts, die sogenannte Rückensaite (Chorda dorsalis) aufgetreten. Alle drei Gebilde liegen streng median, genau in der Längsachse des Körpers, was zur Folge hat, daß letzterer sowohl im Median- als auch im Querschnitt jene zwei, durch die Chorda voneinander geschiedenen Röhren und zugleich einen bilateral symmetrischen Aufbau erkennen läßt. Das Neuralrohr umschließt das Rückenmark und das Gehirn, welche beide als zentrales Nervensystem dem peri-

pheren Nervensystem gegenüber gestellt werden. Das Viszeralrohr, welches später durch die in den fleischigen Leibesdecken entstehenden Rippen eine weitere Festigung erfahren kann, enthält die Eingeweide.

Das sich erweiternde Vorderende des Neural- und Viszeralrohres tritt dadurch in nächste Beziehung zur Außenwelt, daß sich im Bereich des ersteren unter dem Gehirn auch noch die höheren Sinnesorgane, in letzterem aber gewisse Vorrichtungen zur Nahrungsaufnahme und Atmung entwickeln (Fig. 1 und 2).

Man bezeichnet diesen Körperabschnitt als den Kopf, an welchen sich weiter nach hinten der Hals¹⁾ und der Rumpf anschließen. In

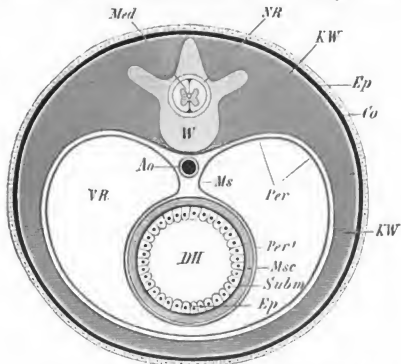


Fig. 2. Querschnitt durch den Wirbeltierkörper, schematisch. *Ao* Aorta, *Co* Corium oder Cutis, *DH* Darinhöhle von einem Epithel (*Ep*) ausgekleidet, *Ep* Epidermis, *KW* Körperwand (Somatopleura), *Med* Medulla spinalis mit seiner weißen und grauen Substanz, *Ms* Mesenterium, *Mac* Muskulatur des Darmes, *NR* Neuralrohr, *Per* Parietales-, *Per'* Viszerale Bauchfell (Peritoneum), *Subm*, Submucosa des Darmes, *RV* Viszeralrohr, *W* Wirbelsäule.

den hinteren Bereich des Rumpfes fallen die Ausführungsgänge des Darmes und des Urogenitalapparates. Der hinterste, keine Leibeshöhle mehr umschließende Körperabschnitt führt den Namen Schwanz. Hals und Rumpf faßt man als Stamm zusammen und stellt diesem die von ihm auswachsenden Gliedmaßen als Appendikular-Organen gegenüber.

Die systematische Zoologie hat auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere zueinander dieselben in gewisse Abteilungen und Unterabteilungen gebracht, die man als Klassen, Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Gattungen und Arten bezeichnet. Es mag am Platze sein, die Hauptvertreter der größeren Gruppen, soweit sie sich auf die jetzt lebenden Wirbeltiere beziehen, kurz zu betrachten.

¹⁾ Bei niederen Vertebraten, wie z. B. bei Fischen, zeigt sich der Hals noch nicht differenziert.

I. Acrania (Lanzettfische)

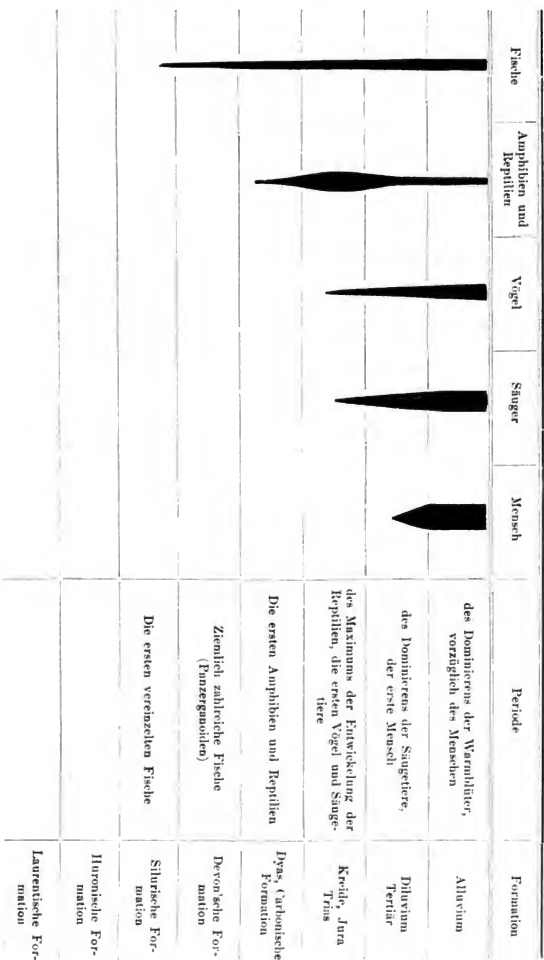
Amphioxus

II. Craniota**A. Anamnia** (ohne Amnion)¹⁾

Gnathostomata	Ichthyopsiden	1. Pisces:	
		Cyclostomata (Rundmäuler), Myxinoiden (Myxine und Bdellostoma) und Petromyzonten.	
		Selachii, a) Squalidae (Haie), b) Rajidae (Rochen), c) Chimaeren (Holocephala),	
		Ganoidei, a) Knorpelganoiden (Acipenser, Skaphirhynchus, Polyodon), b) Knochen- ganoiden (Polypterus, Calamoichthys, Lepidosteus, Amia),	
		Teleostei (Physostomi (mit offenem —) und Aphysostomi (mit geschlossenem Verbindungsgang zwischen Vorderdarm und Schwimmblase).	
		2. Dipnoi:	
		[Monopneumones (Ceratodus) und Dipneumones (Protopterus und Lepidosiren).]	
		3. Amphibia:	
		Urodela oder geschwänzte Amphibien (Perennibranchiata, Caducibranchiata = Derotremata, Salamandrina),	
		Gymnophiona (fußlose Schleichenlurche), Anura oder ungeschwänzte Amphibien (Frösche, Kröten).	
		B. Amniota (Vertebraten, welche während der Fetalzeit ein Amnion entwickeln).	
	Sauropsiden	1. Reptilia:	2. Aves:
		Rhynchocephalen (Hatteria)	Ratitae (Laufvögel)
		Saurier (Echsen)	Carinatae (Flugvögel).
		Ophidier (Schlangen)	
		Chelonier (Schildkröten)	
	Mammalia	Krokodile.	
		Prototheria s. Ornithodelphia (Kloakentiere oder Monotremata, ovipar, Ornithorhynchus und Echidna).	
		Metatheria s. Didelphia (Marsupialia, Beuteltiere).	
		Eutheria s. Monodelphia	Insectivora, Carnivora, Edentaten, Rodentia, Chiroptera, Cetacea, Ungulata, Hyracoidea, Probosciden, Sirenia, Prosimiae, Simiae, Homo.

¹⁾ Hinsichtlich der Entstehung und Bedeutung des Amnion verweise ich auf die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte.

Die allmähliche Entwicklung der Wirbeltiere auf der Erde, graphisch dargestellt nach H. C'edner.



A. Das Integument.

Die äußere Haut besteht aus einer oberflächlichen und aus einer tieferen Schicht, der Epidermis (Oberhaut) und dem Corium (Lederhaut oder Cutis). An ersterer unterscheidet man wieder zwei Hauptschichten: eine höhere, die Hornschicht oder das Stratum corneum und eine tiefere: Stratum germinativum s. Str. Malpighii. Die letztgenannte Schicht bildet den Ausgangspunkt für die sogenannten Haut- oder Integumentalorgane, d. h. für Horngebilde (Haare, Nägel, Borsten etc.) einerseits und für Drüsen andererseits. Ferner sorgt das Stratum germinativum für immerwährende Regeneration der an ihrer freien Oberfläche einem stetigen Verfall unterliegenden Hornschicht, und endlich differenzieren sich aus ihm in embryonaler Zeit die perzipierenden Elemente der Sinnesorgane.

Die im wesentlichen als stützendes Element fungierende Lederhaut ist in der Regel derber, dicker und besitzt ein festeres Gefüge, als die Oberhaut. Sie besteht aus bindegewebigen, elastischen und kontraktile, d. h. glatten Muskelfasern und grenzt sich nach der Tiefe, gegen das mehr oder weniger fettführende Unterhaut-Bindegewebe (Tela subcutanea) meist nicht scharf ab.

Gegen die Epidermis zu kann die Lederhaut mannigfache Erhebungen (Pars papillaris corii) erzeugen, welche namentlich bei höheren Typen eine weite Verbreitung und reiche Ausgestaltung erfahren. Abgesehen von den von der Epidermis aus sich einsenkenden Horngebilden und Drüsen kann die Lederhaut auch noch Gefäße, Nerven und Knochenbildungen führen. Farbzellen, beziehungsweise freies Pigment, kommen sowohl im Corium, als auch in der Epidermis vor.

Als wesentlich ist zu betonen, daß die Epidermis das wichtigste, das spezifische Hautblatt darstellt, während das unterliegende Corium mehr nur als sekundäre Beigabe erscheint.

Wenden wir uns nun zu der Betrachtung der Haut der einzelnen Wirbeltiergruppen.

Fische und Doppelatmer.

Die, meist aus vielen Zelllagen bestehende Epidermis der Fische zeigt einen sehr polymorphen, nach verschiedenen Fischgruppen stark wechselnden Charakter. Verhornungen an der freien Oberfläche kommen namentlich bei Knochenfischen (Fig. 4) (Teleostier) in weiter Verbreitung an dem Teil der Schuppen vor, welcher von der Nachbarschuppe ungedeckt bleibt. Die Schuppen selbst gehören zum Hautskelett und werden uns dort später wieder beschäftigen. Als drüsige, bezw. schleimbildende Organe dienen verschiedene Zellen, die man als Schleim- und Körnerzellen, sowie als Blasen-, Faden-, Kolben- und als Becherzellen bezeichnet (Fig. 3 u. 4).

Abgesehen von den Myxinoiden, einer Abteilung der niederen Fischgruppe der Rundmäuler oder Cyklostomen, wo sich mehr als 100 sogenannte Schleimsäcke an jeder Körperseite hinziehen, gibt es bei Fischen nur wenige, durch besondere Drüsenapparate charakterisierte Körperstellen. Solche

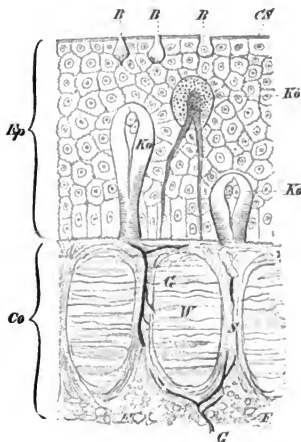


Fig. 3. Durchschnitt durch die Fischhaut, kombiniertes Bild. *B*, *B* Schleimzellen, *Co* Corium, *CS* Cuticularsaum, *Ep* Epidermis, *F* Subcutanes Fett, *G* Gefäße, welche in den senkrechten Bindegewebszügen (*S*) verlaufen, *Kö* Kolbenzellen, *Ko* Körnerzellen, *W* Wagrechte Bindegewebszüge des Corium.

schicht, mit einem dahinterliegenden Farbstoff, dem „Linsenkörper“ und einem durchsichtigen, vor der hohlspiegelartigen Flitterschicht befindlichen Gallertkörper¹⁾.

Wo Farb- oder Pigmentzellen in der Haut der Fische vorkommen, handelt es sich dabei häufig um Anpassungen an die Unterlage

sind: Die Begattungsorgane männlicher Haifische, sowie die Kiemendeckel- und Rückenflossengegend gewisser Knochenfische, (Gruppe der Acanthopterygii, Bewohner der warmen und gemäßigten Meereszone). In letzterem Fall handelt es sich um einen zum Angriff oder zur Verteidigung dienenden Giftapparat, welcher auch im Bereich der Brust- und Afterflosse zur Ausbildung kommen kann.

Von hohem Interesse sind die bei gewissen Haifischen (Spinacidae) und verschiedenen Gruppen mariner Knochenfische vorkommenden Leuchtorgane. Diese bestehen aus einem sogenannten Leuchtkörper und einem Reflektor. Ersterer baut sich auf aus einer Hüllmasse, einer Pigment- und Flitterschicht, sowie aus dem, das Leuchten erzeugenden, unter Nerveneinfluß stehenden Drüsenzellhaufen. Der Reflektor dagegen wird gebildet: aus einer hohlspiegelartigen Flitterschicht, mit einem dahinterliegenden Farbstoff, dem „Linsenkörper“ und einem durchsichtigen, vor der hohlspiegelartigen Flitterschicht befindlichen Gallertkörper¹⁾.

¹⁾ Bei manchen dieser Tiefseefische umsäumen die als Blendlaternen fungierenden Leuchtorgane die Seitenteile des Körpers und den Bauch, während andere als Diogenesse ihre Glühlämpchen am Kopf und auf dem Unterkiefer tragen. Selbst die Region vor der Schwanzflosse und die Schwanzspitze selbst können als Träger von Leuchtorganen erscheinen. Zuweilen sitzen diese Organe aber auch auf einer, von der Stirne sich abhebenden oder auch von der eingezogenen Schnauzenspitze ausgehenden, schlanken Rute, deren Ende sich zu einem Knopfe verdickt. Sehr wahrscheinlich dienen alle diese Lichtquellen zur Anlockung von Beutetieren und sind in phylogenetischer Beziehung als umgewandelte Ursinnesorgane, d. h. als der Augenlinse analoge Gebilde aufzufassen.

(Pleuronektes u. a.). Da und dort tritt zur Paarungszeit ein förmliches „Hochzeitskleid“ auf (Blennius), oder macht sich der Farbwechsel nach stattgehabtem Kampf mit Rivalen in farbenprächtigster Weise bemerkbar (Stichling). Wieder in anderen Fällen kommt es während der Paarungszeit zu einem Hautausschlag, wovon in dem Kapitel über die Hautsinnesorgane wieder die Rede sein wird.

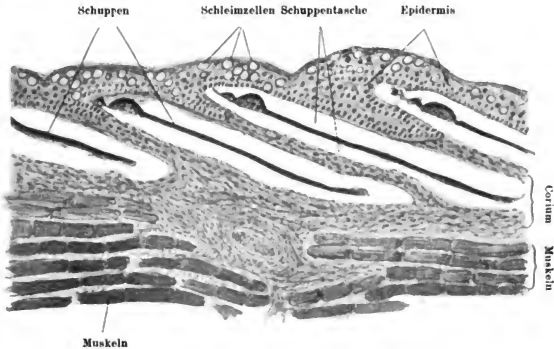


Fig. 4. Durchschnitt durch die Haut der Forelle (junges Exemplar von 15 cm Länge). (Seitliche Schwanzregion.)

Was die **Doppelatmer (Dipnoi)** betrifft, so spielen hier einzellige und mehrzellige, sehr einfach gebaute Hautdrüsen bei dem afrikanischen Lungenfisch (*Protopterus annectens*) eine wichtige Rolle. Da sich dieses Tier während der regenlosen Zeit tief in den Schlammgrund einbohrt, um darin einen Sommerschlaf zu halten, wird in dieser Periode seine, ursprünglich auf eine feuchte Umgebung berechnete Haut durch das firnisartige Sekret jener Hautdrüsen, welches eine Art von Cocon erzeugt, gegen die Austrocknung geschützt.

Amphibien.

Die Oberhaut der Amphibien ist mit derjenigen der Fische nicht direkt vergleichbar, denn es fehlen ihr fast alle jene für die Fischhaut so charakteristischen Zellformen, und dazu kommt, daß die Epidermis der Larve völlig verschieden¹⁾ ist von derjenigen des ausgewachsenen Tieres. Ich werde mich übrigens hier auf eine Betrachtung des Integumentes erwachsener Amphibien beschränken.

¹⁾ Bei Salamanderlarven findet sich in weiter Verbreitung über die Haut ein Flimmerepithel.

Was vor allem in die Augen springt, ist der in Anpassung an das Luftleben erworbene, ganz exzessive Drüsenreichtum. Dabei herrscht der alveoläre Bau weit vor, doch finden sich an manchen Stellen auch Schlauchdrüsen. Die Drüsen, nach alveolärem Bau liegen teils einzeln zerstreut, teils zu Gruppen vereinigt, welche bei Anuren vorzugsweise am Rücken, bei Urodelen aber in der Kopfnackengegend („Parotiden“), an den Rumpfsseiten und im Bereich

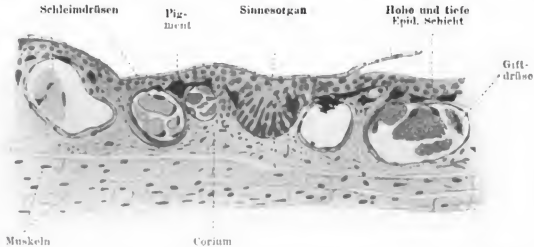


Fig 5. Durchschnitt durch die Haut von *Triton alpestris* (Hochzeitskleid).

des Schwanzes angeordnet zu sein pflegen. Dabei herrschen nicht nur bedeutende Größen —, sondern auch funktionelle Unterschiede, die in einem differentiellen Bau der Drüsenzellen ihren Ausdruck finden. Die von reichlichen, glatten Muskelementen umgebenen Organe zerfallen in Schleim- und in meist viel größere Gift-Drüsen, welche letztere ein passives Verteidigungsmittel darstellen und sich strukturell von den ersteren scharf unterscheiden, doch kommen, wie es scheint, auch Übergangsformen vor.

Ein weiteres charakteristisches Merkmal der Amphibienhaut liegt in dem Verhalten ihrer Blutgefäße. Diese beschränken sich nämlich nicht, wie das sonst die Regel ist, auf das Corium, sondern dringen, zumal während der Metamorphose, wo weder die Kiemen-, noch die Lungenatmung floriert, weit in die Epidermis hinein und erzeugen so ein respiratorisches Gefäßnetz. Wenn sich dieses später auch wieder mehr oder weniger zurückbildet, so bleibt immerhin für das erwachsene Tier die Hautatmung von allergrößter Bedeutung.

Wie bei Fischen, so kann auch bei Amphibien die Haut einem Farbwechsel unterliegen. Dieser beruht auf sogenannten Farbzellen oder Chromatophoren des Coriums und kann durch die verschiedensten Ursachen, (Wetterwechsel, Übelbefinden, Reizzustände irgendwelcher Art) hervorgerufen werden. Auch Anpassungen an die Umgebung (Laubfrosch) können eine Rolle spielen.

Das Corium ist durch einen großen Reichtum von glatten Muskeln, Blutgefäßen und Nerven ausgezeichnet. Kalkablagerungen oder gar förmliche Knochenbildungen werden seltener beobachtet. Schuppenbildungen, die bei fossilen Formen eine häufige Erscheinung sind, kommen unter den rezenten Amphibien nur bei den Schleichenlurchen (*Amphibia apoda*) vor (vergl. das Hautskelett).

Endlich sei noch des Verhornungsprozesses gedacht, welcher zur Zeit der Metamorphose an der Oberfläche des Amphibienkörpers Platz greift, sich dabei namentlich über den Rücken erstreckt und da und dort zur Bildung von Warzen, Höckern und Hornzapfen, sowie an Fingern und Zehen zu krallenartigen Bildungen führen kann: Die Hornschicht der Amphibienhaut wird von Zeit zu Zeit abgestoßen, und die Häutung erfolgt entweder in einzelnen Fetzen, oder in toto, also nach Art des bei Schlangen sogenannten „Natternhemdes“.

Reptilien.

Sahen wir die Amphibienhaut durch ihren Drüsenreichtum und infolgedessen durch eine feuchte und schlüpfrige Oberfläche charakterisiert, so begegnen wir bei Reptilien insofern geradezu dem Gegenteil, als ihnen die Hautdrüsen¹⁾, von ganz geringen Ausnahmen abgesehen, gänzlich fehlen. Wo sie vorkommen, wie z. B.

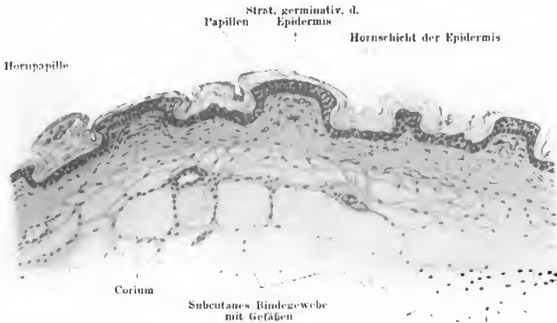


Fig. 6. Durchschnitt durch die Haut von *Testudo graeca* (Halsgegend). (Junges Tier.)

auf dem Rücken und am Unterkiefer von Krokodilen, sowie am Übergang vom Bauch zum Rückenschild der Schildkröten liegt ihre physiologische Bedeutung durchaus nicht klar.

Abgesehen von ihrer trockenen, drüsenarmen Beschaffenheit unterscheidet sich die Reptilienhaut von der der meisten Amphibien noch durch einen zweiten wichtigen Punkt, nämlich durch den Besitz von Schuppen. Diese zerfallen in Hornschuppen und knöchernerne Hartgebilde, welche beide auch miteinander kombi-

¹⁾ Die Organe, welche man früher als Drüsen deuten zu können glaubte, die Schenkelporen der Eidechsen, sind als subcutane, schlauchartig verzweigte Hohlräume mit verhornenden, an der Mündung zapfenartig vorragenden Epidermiszellen erkannt worden, welche beim Copulationsakt vielleicht als Haft- und Haltorgane eine Rolle spielen. Ob dieselben aus ursprünglichen Drüsen hervorgegangen zu denken sind, erscheint zweifelhaft.

nirt vorkommen können, und zwar so, daß dann in der Regel der Ossifikationsprozeß der epidermoidalen Hornsubstanz gegenüber in den Hintergrund tritt.

Das Primäre bei der Schuppenbildung ist stets eine sich erhebende Cutispapille, und sie ist es, welche die Epidermis hügelartig hervortreibt (Fig. 6). Gleichzeitig findet eine starke Wucherung des

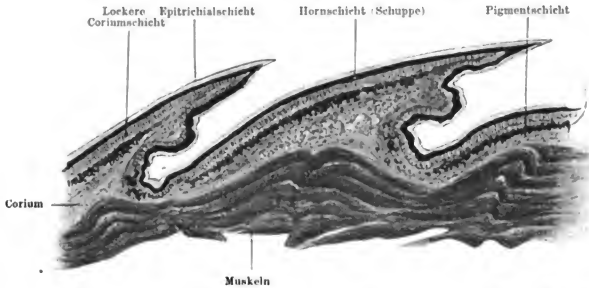


Fig. 7. Durchschnitt durch die Haut der Eidechse (*Lacerta agilis*).

Epithels statt, und zwar anfangs in gleichmäßiger, später aber, je nach der Ober- und Unterfläche der allmählich nach hinten sich umlegenden Schuppen, in verschiedener Weise (Fig. 7).

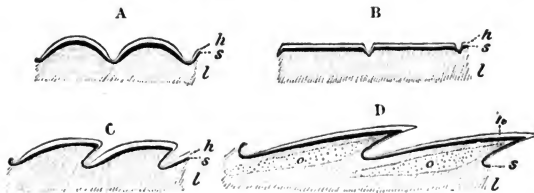


Fig. 8. Längsschnitte durch verschiedene Hautschuppen von Reptilien. Schemata. Nach J. E. V. Boas. A Körnerschuppen, B Schilder, C Schindelschuppen. D Eben solche mit Verknöcherungen. h Hornschicht, l Corium, o Knochenplättchen, die sich im Corium entwickelt haben, s Stratum germinativum (Malpighii) der Epidermis.

Nicht alle Reptilien haben dachziegelartig sich deckende Schuppen. Bei vielen derselben, wie z. B. bei Krokodilen, wo die Schuppen zu unterliegenden Knochentafeln in engen Beziehungen stehen, und bei Chamäleonten bilden dieselben einfache, durch Furchen getrennte Platten von verschiedener Größe. Bei Schlangen ist die Deckung am besten ausgebildet.

Wie bei Amphibien, so kommt es auch bei Reptilien zu einer periodischen Abstoßung der obersten Lagen der Epidermis. Es

handelt sich dabei um eine Art von Mauserungsprozeß, dem wir auch wieder bei den Vögeln begegnen werden.

Abgesehen vom Schuppenkleid können Hornbildungen bei Reptilien noch in den mannigfachsten Modifikationen auftreten, so z. B. als Stacheln, Borsten, Leisten, Krallen, Höcker, Schienen und Schilden (Schildplatt der Schildkröten).

Die Lederhaut besteht aus einer tieferen und aus einer höheren Schicht. Erstere baut sich aus straffen Bindegewebsbündeln auf, welche in der Regel auch hier, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien, in rechtwinkelig sich kreuzenden Lamellensystemen angeordnet sind. Die höhere oder subepidermoidale Schicht zeigt ein lockeres Gefüge und führt außer lockeren Bindegewebsfasern auch noch glatte Muskeln und ein Stratum pigmentosum, welch letzteres eine sehr verschiedene Ausbildung besitzt. Die Chromatophoren können, wie z. B. bei Chamäleon, in mehreren Lagen vorhanden sein. Ein mit somatischen und psychischen Affektionen in enger Verbindung stehender Farbenwechsel findet sich bei Chamäleonten, Ascalaboten, Schlangen, Schleichen und vielen anderen Reptilien.

Vögel.

Ausgehend von der bekannten Tatsache, daß die Vögel zu den Warmblütern zählen, dürfen wir hier schon a priori bei der Haut auf Strukturverhältnisse rechnen, welche sich von denen der Kaltblüter wesentlich unterscheiden. So treffen wir denn als spezifisches Merkmal beim Vogel das Federkleid und eine damit in engstem Konnex stehende sehr zarte und dünne Epidermis und Cutis, welche letztere aus regellos durchflochtenen Faserzügen besteht.

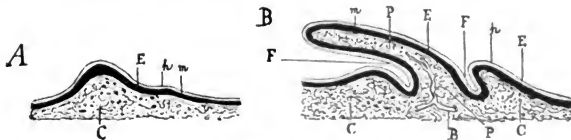


Fig. 9. Zwei Stadien der ersten Federentwicklung. Halbschematisch. B Blutgefäß, C Cutis, E wuchernde Epidermis, F Follikelanlage, h Hornschicht der Epidermis, m Stratum germinativum (Malpighii), P Papilla der Papille.

So verschieden auch die Feder auf dem ersten Anblick von der Reptilschuppe erscheint, so ist sie doch in letzterer ihrer Grundanlage nach bereits angebahnt und stellt gleichsam nur eine weitere Fortbildung derselben dar. Beide sind also homologe Bildungen, und dies zeigt auch, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, die Entwicklungsgeschichte, auf deren verwickelte Verhältnisse ich aber hier nicht eingehen will. Es sei nur bemerkt, daß von einem gewissen Stadium der Entwicklung an die Feder spezifische, im Sinne einer funktionellen Anpassung zu deutende Bahnen verfolgt, welche zur Bildung eines Komplexes freier Hornstrahlen führen, den man als Erstlingsdune (Pluma) bezeichnet.

Wie Fig. 10 zeigt, sitzt die Erstlingsdume basalwärts einem Gebilde auf, das man als Spule bezeichnet, und diese setzt sich allmählich in den Federschaft fort, der später noch einmal zur Sprache kommen wird.

Die in ihrem Einzelverhalten oft sehr verschiedenen Erstlingsdunen bildeten wahrscheinlich einst das primitive Federkleid der Vorfahren der heutigen Vögel, denn wenn sie auch noch nicht zum Fluge befähigten, so genügten sie doch sicherlich der wichtigen Aufgabe, welche in einer Schutzvorrichtung des warmblütigen Organismus gegen die Kälte bestand.

Bei manchen Vögeln persistiert der Charakter des weichen Dunengefieders größtenteils das ganze Leben hindurch, so z. B. bei den Laufvögeln und unter diesen besonders bei den Kasuaren, doch ist auch hier eine Weiterdifferenzierung bereits angebahnt.

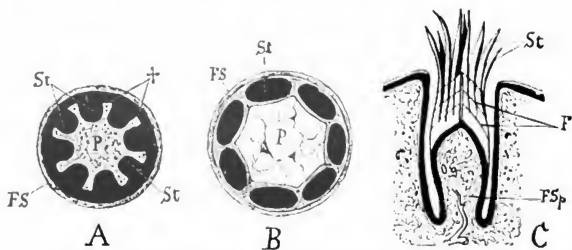


Fig. 10. A, B, C Drei Stadien der Entwicklung der Embryonaldune. Schematisch, mit Zugrundelegung der Abbildungen von Davies. A, B stellen Querschnitte dar. P Pulpa der Papille, welche in der Fig. A bei † gegen die Federscheide FS vorspringt und so zur Abspaltung der Dunenstrahlen St, St führt. Dies ist in Fig. B und C erreicht. In C sieht man halbschematisch dargestellt einen Längsschnitt F Federseele, FS Follikel oder Federhaag, FSp Federspule, tief in den Follikel eingesenkt.

Die Dunen (Flaumfedern) werden meist von den Deckfedern überlagert. Ihre Fahne besteht aus lauter weichen und oft sehr langen Ästen, welche lange, hakenlose Strahlen tragen. Der Schaft ist zart und oft völlig rudimentär, so daß die Äste buschartig vom Spulenende entspringen.

Von der Dune (Pluma) aus gibt es, wie bereits angedeutet wurde (Kräftigung des Schaftes etc.), ganz allmähliche Übergänge zu der zweiten Hauptform der Federn, den sogenannten Deck- oder Konturfedern (Pennae), an welche das Flugvermögen geknüpft ist. Die von bestimmten Körperbezirken (Federfluren, Pterylae) entspringenden und so in ihrer Verteilung eine gewisse Regelmäßigkeit aufweisenden Deckfedern können im Fall besonders kräftiger Entwicklung bei Flugvögeln als Schwungfedern (Remiges) und als Steuerfedern (Rectrices) ihre höchste Ausbildung erreichen. Diese nicht allein kräftigsten, sondern auch steifsten und meistens längsten Federn sitzen in sehr tiefen Federbälgern, die Schwungfedern

in einer Reihe längs des lateralen Unterarmrandes und der Hand, die Steuerfedern in einer Querreihe am Ende des Schwanzes.

Die an jeder Seite der Konturfedern abgehenden Äste sind



Fig. 11. *Archaeopteryx lithographica*. Aus dem Jura von Solenhofen. Nach Dames. Berliner Museum.

wieder mit je zwei Reihen von Strahlen besetzt. Die Äste zusammen mit dem Schaft bezeichnet man als Fahne (Vexillum¹⁾).

Der, allen Vögeln zukommende, periodisch immer wiederkehrende Federwechsel, die sogenannte Mauserung ist als ein von den Amphibi-

¹⁾ Zuweilen kommt es zur Entwicklung von faden- und borstenartigen Federn, wie z. B. auf dem Kopfe. Auch auf den Schuppen, Schildern und Schienen, welche sich an den Läufen (Tarsus, Metatarsus und Phalangen) der Vögel in weiter Verbreitung und in verschiedener Ausbildung finden, kommen eigentümliche Federformen vor. Von besonderem Interesse sind die sogen. Tast- oder Sinusfedern („Vibrissae“ früherer Autoren), welche sich bei nächtlichen oder in der Dämmerung fliegenden Vögeln und auch bei insektenfressenden Tagvögeln in der Umgebung des Auges und Ohres, sowie am Schnabelgrund finden. Genau wie bei den sogen. Sinushaaren der Säger findet sich auch hier ein schwelkörperhaltiger Apparat.

bien und Reptilien ererbter und dem Häutungsprozeß entsprechender Vorgang zu betrachten.

Es wird dabei nur die Hornfeder abgeworfen, während die Papille bestehen bleibt, um als Grundlage für die Neubildung einer folgenden Feder zu dienen. Letztere wiederholt in ihrem Wachstum den oben schon geschilderten Bildungsgang.

Wenn man erwägt, daß die Federn mit langem, zartem Schaft und einer Fahne neben dem Dunengefieder schon in guter Ausbildung bei Vögeln der Jurazeit (*Archaeopteryx*) bestanden (Fig. 11), so weist dies darauf hin, daß die Urfänge der Feder noch in viel weiter zurückliegenden Erdepochen gesucht werden müssen.

Was endlich die Farbe der Vogelfedern betrifft, so beruht sie entweder auf dem Vorhandensein von verschiedenartigem Pigment, wie rot, gelb, orange, schwarz und braun, oder auf Interferenzerscheinungen, wodurch weiß, grau, der Metallganz und irisierende Erscheinungen bedingt werden. Bei dieser zweiten Gruppe spielt, abgesehen von weiß, ein schwarzkörniges Pigment (Melanin) eine Rolle.

Wie die Reptilienhaut, so ist auch die Vogelhaut fast vollkommen drüsenlos. In weiter Verbreitung (Laufvögel besitzen sie nicht) befindet sich die, über den letzten Schwanzwirbeln liegende Bürzeldrüse (*Glandula uropygii*). Sie ist als ein, erst bei den Vögeln sich ausbildendes, auf diese beschränktes Organ zu betrachten und dient zur Einfettung des Gefieders. Als solches zeigt es sich bei Wasservögeln in der Regel besonders stark ausgebildet. Bei gewissen hühnerartigen Vögeln kommt noch eine Hauttalgdrüse im Bereich des Gehörganges vor, und wenn man von diesen vereinzelt und inkonstanten Sekretionsorganen absieht, kann man die Vogelepidermis als drüsenlos bezeichnen.

Säuger.

Wie die Schuppen für die Reptilien und das Gefieder für die Vögel, so bildet das Haarkleid (*Pili*) das charakteristische Merkmal für das Integument der Säugetiere, und man hat sie deshalb wohl auch als „Haartiere“ bezeichnet. Es wird sich vor allem die Frage erheben, ob und in welcher Hinsicht etwa jene Bildungen auf einander zurückgeführt werden können? — Da ist nun gleich von vorneherein zu betonen, daß Übergangsformen nicht bekannt sind, wenn auch zugegeben werden muß, daß die Reptilschuppe der Feder ungleich näher steht als das Haar. Gleichwohl lassen sich aber auf Grund der Entwicklungsgeschichte die fehlenden Zwischenstufen insoweit ergänzen, daß Haar und Feder als aus einander ähnlichen, schuppenartigen Gebilden hervorgegangen beurteilt werden können. Für beide ist also trotz der in ihren Endpunkten so verschiedenen Gestaltungsweise ein gemeinsamer Ausgangspunkt anzunehmen. Mit anderen Worten: Haar und Feder stehen in den nächsten phylogenetischen Beziehungen zu den Hornschuppen der Reptilien.

Die Entstehung der Haare setzt, wie ihre Verteilung und Gruppen-Stellung beweist, gewisse topographische Beziehungen zu den

Schuppen voraus, d. h. die Haare müssen sich auf Grundlage eines ursprünglichen Schuppenkleides entwickelt haben. Auf, bzw. hinter den Schuppen haben sich also erst sekundär die Haare entwickelt und gelangten zu fortschreitender Ausbildung, während die Schuppen sich allmählich zurückbildeten. Die Haare, die gruppenweise angeordnet sind, sind übrigens keinesfalls je einer ganzen Schuppe homolog, sondern entstehen aus Teilen des Schuppengebietes, während die Feder vielleicht (?) einer ganzen Schuppe entspricht.

Es kann wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, daß den aus primitiven, beschuppten Reptilien hervorgegangenen Ursäufern neben einer spärlichen Behaarung auch noch ein ausgedehntes Schuppenkleid zukam.

Die erste Anlage des Säugetier-Haares, bzw. -Stachels geht in der Regel (beim Menschen immer) von der Epidermis aus, und

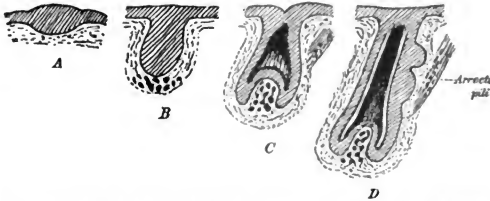


Fig. 12. Vier Stadien der Haarentwicklung, auf Grund der Darstellung von Ph. Stöhr. Schema. A Stadium des Haarkeimes (umfaßt die ersten Vorgänge der Entwicklung). B Stadium des Haarzapfens (die epitheliale Haaranlage bildet einen deutlichen, in das Corium vorspringenden Zapfen). C Stadium des Bulbuszapfens (aus dem kolbenförmigen Ende des Zapfens bildet sich ein die Haarpapille umfassender Bulbus, an der Spitze beginnt der Haarkegel zu verhornen). D Stadium des Scheidenhaares (es läßt sich ein deutliches Haar unterscheiden, welches noch vollständig in den Scheiden steckt. Mit dem Durchbruch des Haares auf die freie Oberfläche erreicht dieses Stadium sein Ende).

wenn auch da und dort der Haarbildung die Entwicklung einer Cutispapille vorausgeht, so darf diese nicht etwa mit der Anlage der Haarpapille verwechselt werden, da sich letztere erst später auf jener Cutispapille, und zwar von der tieferen Epidermischicht aus bildet. Somit ist auch in diesem Falle die Haaranlage prinzipiell die gleiche, d. h. epidermoidaler Natur.

Was den weiteren Gang der Haarentwicklung betrifft, so gestaltet er sich folgendermaßen.

Eine nach der Tiefe sich erstreckende Epidermiswucherung (Haarkeim) wird von der Cutis umgeben, wodurch es ganz ähnlich, wie bei der Feder, zu einer Art von Tasche oder Follikel kommt (Fig. 12, A, B). Weiterhin differenziert sich das ursprünglich einheitliche Zellgefüge des Haarkeimes in eine periphere, sowie in eine zentrale Zone (Fig. 12, C), und man bezeichnet letztere als Haarzapfen, der sich weiterhin zum Bulbuszapfen gestaltet. Dieser wird

späterhin zum Haarschaft mit einer Mark- und einer Rindenschicht, sowie zum Oberhäutchen (Cuticula) des Schaftes und zur sogenannten inneren Wurzelscheide. Aus der peripheren Zone geht die äußere Wurzelscheide hervor, und beide Scheiden sind auf das Stratum germinativum der Epidermis zurückzuführen, was auch für die später entstehenden Haarbalgdrüsen gilt (Fig. 12, D, und Fig. 13).

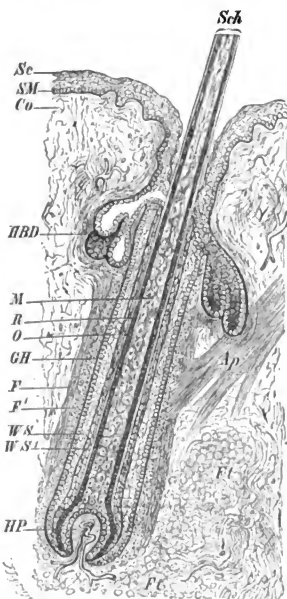


Fig. 13. Längsdurchschnitt durch ein Haar. Schematisch. *Ap* Arrectores pili, *Co* Corium, *F* Äußere Längs-, *F'* Innere Quersfaserscheide des Follikels, *Ft*, *Ft'* Fettgewebe, *GH* Glashaut, welche zwischen der inneren und äußeren Haarscheide, d. h. zwischen der Wurzelscheide und dem Follikel liegt, *IBD* Haarbalgdrüsen, *IHP* Haarpapille mit Gefäßen im Innern, *M* Markscheide, *O* Oberhäutchen des Schaftes, *R* Rindenschicht, *Sc* Stratum corneum, *ScH* Haarschaft (Scapus pili), *SM* Stratum germinativum (Malpighii) der Epidermis, *WS*, *WS'* Äußere und innere Wurzelscheide. Letztere reicht nur bis zur oder in die Nähe der Einmündung nach oben und hängt mit der Epidermis nie zusammen.

Die Basis des Haarschaftes (Scapus) verbreitert sich zum Haarknopf (Bulbus) und umwächst allmählich kappenartig die reich vaskularisierte Haarpapille (Fig. 12, C, D, und Fig. 13).

Wir unterscheiden also am Schaft 1. das Mark, 2. die Rinde und 3. das Oberhäutchen (Cuticula). Der wichtigste Teil ist stets das Mark, welches eine so verschiedene Entwicklung zeigt, daß darauf größtenteils die Unterscheidung der Haare der einzelnen Tier-species beruht. Die Farbe des Haares hängt von drei verschiedenen Momenten ab; einmal von der mehr oder weniger starken Anhäufung von Pigment in den Zellen der Rindenschicht, ferner vom Luftgehalt der Interzellularräume der Markscheide und endlich von der Oberflächenbeschaffenheit, ob rauh oder glatt.

Über die Art der Neubildung von Haaren in späteren Altersstadien ist noch keine Einigkeit erzielt, und man weiß nicht sicher, ob die Papille des ausfallenden Haares erhalten bleibt, oder ob mit dem neuen Haar eine neue Papille entsteht. Aus einer primären Haaranlage soll durch spätere Teilung eine ganze Haargruppe hervorgehen können.

Eine besondere Beachtung verdienen die durch quergestreifte Muskeln beherrschten, in der Regel durch besondere Größe sich auszeichnenden Tastbor-

stacheln. Diese Muskeln beherrschen, in der Regel durch besondere Größe sich auszeichnenden Tastbor-

sten¹⁾, deren Bälge von venösen, zwischen der äußeren und inneren Follikelschicht liegenden Bluträumen umgeben, und die mit sehr starken Nerven (N. trigeminus) versehen sind. Diese „Sinushaare“ sind schwellkörperhaltig. Auch die gewöhnlichen Haare fungieren nebenbei als Sinnesorgane, denn auch sie sind stets gut innerviert, und dies gilt vor allem für nächtlich lebende Tiere. Die Borsten bilden die Übergangsstufe zu dem Stachelkleid, wie es manche Säugetiere charakterisiert.

Wie die Federn nach sog. Fluren, so sind auch die Haare nach „Haarströmen“ (Flumina pilorum) angeordnet. Häufig, wie z. B. beim Menschen, trifft man in embryonaler Zeit ein reichlicheres Haarkleid (Lanugo) als im späteren Leben. Dieser Umstand läßt ebensogut, wie dies für die sog. „Haarmenschen“ gilt, auf eine Zeit schließen, in welcher sich der Mensch durch ein ungleich stattlicheres Haarkleid ausgezeichnet haben muß, als heutzutage.

Was den sog. Haarwechsel anbelangt, so handelt es sich dabei entweder um eine, durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingte Periodizität („Winter- und Sommerpelz“), oder es besteht ein beständiger und in diesem Falle nicht auffälliger Haarwechsel.

Außer den Haaren spielen auch noch andere Epidermisbildungen (Verhornungen) bei den Säugern eine große Rolle. Dahin gehören die Schuppen, Nägel, Hufe, Klauen, Krallen, Hörner, Schwielen, die sehr verdickte Epidermis bei kahlen Cetaceen und haarlosen Dickhäutern, das Gesäß mancher Affen, die Borsten und Stacheln (Igel, Stachelschwein) und das Horn des Rhinoceros.

Was speziell die Hornbekleidungen der Endglieder der Extremitäten²⁾ betrifft, so sind sie von so hervorragender Bedeutung, daß man auf Grund derselben die Säugetiere in *Unguiculata* und *Ungulata*, d. h. in Krallentiere und Huftiere, unterscheiden kann.

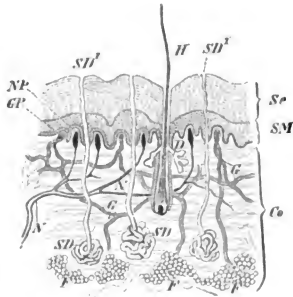


Fig. 14. Schnitt durch die Haut des Menschen. Co Corium, D Haarbalgdrüsen (Glandulae sebaceae), F Subcutanees Fett (Panniculus adiposus), G Gefäße im Corium, GP Gefäßpapillen, H Haar, N Nerven im Corium, NP Nervenpapillen, Sc Stratum corneum, SD, SD' Schweißdrüsen mit ihren Ausführungsgängen, SD', SD', SM Stratum germinativum (Malpighii).

1) Die Tast- oder Spürhaare sitzen zumeist in der Lippen-, Augen- und Wangengegend, d. h. an den Stellen des Körpers, wo am frühesten die Behaarung auftritt, und von wo sie wahrscheinlich die Verbreitung über den ganzen Körper genommen hat. Schwindet die Behaarung später, wie z. B. bei der Anpassung an das Wasserleben, so sind es die Spürhaare, welche am längsten andauern. Dies gilt z. B. für die Walfische und Sirenen, bei welchen die übrige Körperbehaarung entweder ganz geschwunden ist oder nur noch spurweise in fetaler Zeit auftritt.

2) Sie sind bei den Waltieren verloren gegangen.

Alle aber sind herzuleiten von einer einfachen Krallenform, wie sie sich bei Schildkröten, Krokodilen und Vögeln findet.

Dorsalwärts liegt die verhornte Nagelplatte, ventral davon das weichere Sohlenhorn (Krallensohle), und dazu kommt noch der Sohlenballen, der bei plantigraden Säugern eine hohe Bedeutung gewinnt. Wie sich alle diese Teile topographisch und nach ihrer verschiedenen Ausbildung, resp. Reduktion (Sohlenhorn beim Menschen z. B.) zueinander verhalten, ist aus der Fig. 15 zu ersehen.

Da, wo Pigment vorkommt, wie z. B. an der Schnauze vieler Tiere, an den Genitalien, der Brustwarze des Menschen etc., findet es sich, im Gegensatz zu den niederen Wirbeltieren, vorzugsweise in Zellen des Rete Malpighii, in das es übrigens in der Regel erst

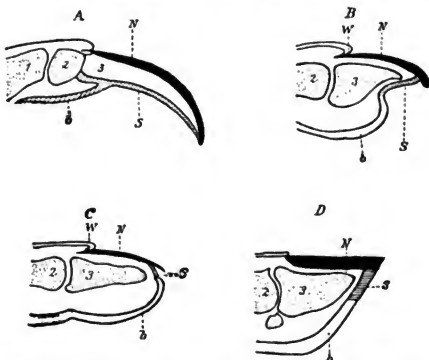


Fig. 15. Längsschnitt durch das Zehen- bzw. Fingerende A von Echidna, B von unguiculaten Säugern, C vom Menschen, D vom Pferd. Schemat. nach Gegenbaur und Boas. 1—3 Phalangen, b Zehen- oder Sohlenballen, N Nagelplatte, S Sohlenhorn, W Krallen- bzw. Nagelwall.

aus der Tiefe, d. h. vom Corium aus, das ebenfalls Pigment führen kann, einwandert. Im Corium selbst kann man eine höhere und eine tiefere Schicht (Pars papillaris und Pars reticularis) unterscheiden. Letztere verliert sich ganz allmählich in das subkutane Binde- und Fettgewebe (Panniculus adiposus). Im Corium, dessen Fasern sich bei Mammalia, wie bei Vögeln, regellos durchflechten, liegen auch zahlreiche glatte Muskelfasern, welche sich zum großen Teil als Arrectores pilorum an den Haarbalgen ansetzen. Sie finden sich aber auch unabhängig von den Haaren, wie z. B. am Scrotum, an den Zitzen etc.

Bei weitaus der größten Zahl der Säuger begegnet man auf der Vola manus und Planta pedis größeren Prominenzen, die man als Ballen oder als Tori bezeichnet. Diese, eine bestimmte Anordnung (apikal, interdigital und proximal) zeigenden Ballen tragen Cutisfortsätze (Papillen) und zwar entweder unregelmäßig oder in regel-

mäßiger, gruppenweiser Anordnung. Sie reihen sich da und dort auf und bilden auf der Höhe der Ballen Leisten, welche sich zu Bogen und Wirbeln entfalten können.

Durch die große Zahl der Hautdrüsen, welche über das ganze Integument verbreitet sein können und die sich durch eine große Verschiedenartigkeit ihrer Sekrete nach Konsistenz, Zusammensetzung, Farbe und Geruch auszeichnen, stehen die Mammalia¹⁾ in schroffem Gegensatz zu Vögeln und Reptilien und schließen sich andererseits viel mehr den Amphibien an. Die der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten im allgemeinen, sowie der Produktion von Riechstoffen dienenden Drüsen zerfallen in schlauchförmige, bezw. knäuelartig gewundene und in alveoläre. Erstere, welche wohl von den Amphibien vererbt sind, und welche einen das Epithel bedeckenden Muskelüberzug besitzen, werden in der Regel als Schweißdrüsen, letztere (eine Neuerwerbung der Mammalia) als Talgdrüsen bezeichnet, eine wegen der in ihr liegenden Beschränkung ungeeignete Bezeichnung. Von beiden finden sich die mannigfachsten Modifikationen und auch häufig örtliche Anhäufungen (Vorhaut-, After-, Augenlider- und Ohrschmalzdrüsen, Flotzmauldrüsen des Rindes, Seitendrüsen der Spitzmäuse, Inguinaldrüsen gewisser Nager und Gesichtsdüsen der Fledermäuse. Die Talgdrüsen erscheinen nicht nur funktionell, sondern auch genetisch und phylogenetisch aufs engste mit den Haaren verknüpft (Fig. 14).

Über die Phylogenese der **Milchdrüsen** bei den Vorfahren der Säugetiere ist nichts Näheres bekannt, und man weiß nur, daß sie überall, wo sie bei Säugetieren in die Erscheinung treten, modifizierte Hautdrüsen repräsentieren, welche in ihrem Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit den Schweißdrüsen besitzen. Nicht aber, als ob sie sich aus solchen heraus entwickelt hätten, nein, beide, sowohl Schweißdrüsen als Mammarydrüsen sind vielmehr als divergente Entwicklungsformen indifferenten, schlauchförmiger Hautdrüsen zu betrachten, an deren Ausführungsgängen Talgdrüsen sekundär Anschluß gewinnen können. Potentiell vermögen sich also Mammaryorgane an jeder beliebigen Hautstelle zu entwickeln, allein tatsächlich sind sie, in Anpassung an eine möglichst günstige Brutpflege, im Interesse der Mutter und der Jungen auf die ventrale Rumpffseite beschränkt.

Sehr interessante Verhältnisse der Brutpflege liegen bei den niedersten (eierlegenden) Säugetieren, den Monotremen vor. So wächst z. B. bei *Echidna* ein schon in der Embryonalzeit sich anlegender Brutbeutel zur Zeit der Fortpflanzung kräftig heran. Dieses Organ, in welches das eben abgelegte Ei verbracht wird, und welches später mit dem heranwachsenden Jungen so lange weiter sich vergrößert, bis dieses eine Länge von 8—9 cm erreicht hat, stellt eine tiefe, sackartig nach hinten sich erstreckende Einfaltung der Bauchhaut dar (Fig. 16, A, B). Sie wird von einem Schließmuskel beherrscht und besitzt an ihrer lateralen Wand zwei ebenfalls nur

¹⁾ Nur bei den Cetaceen und Sirenen haben die Hautdrüsen in Anpassung an das Wasserleben eine starke Beschränkung erfahren.

periodisch auftretende Vertiefungen, die sogenannten Mammartaschen. Im Bereich der letzteren münden die Ausführungsgänge des bei beiden Geschlechtern fast gleich mächtig entwickelten Mammarorgans zugleich mit den Haarbälgen aus, und man kann jene Stelle deshalb als das vom übrigen Beutelbezirk scharf differenzierte Drüsengebiet bezeichnen. Jener Beutel, welcher sich nach beendeter Brutpflege wieder zurückbildet, tritt in weiterer Fortbildung bei den Beuteltieren (Marsupialia) wieder auf und hat wohl seine erste Entstehungsursache in dem Bestreben der niedersten Warmblüter, den Eiern eine sichere Brutstätte im Bereich des eigenen Körpers zu bereiten.

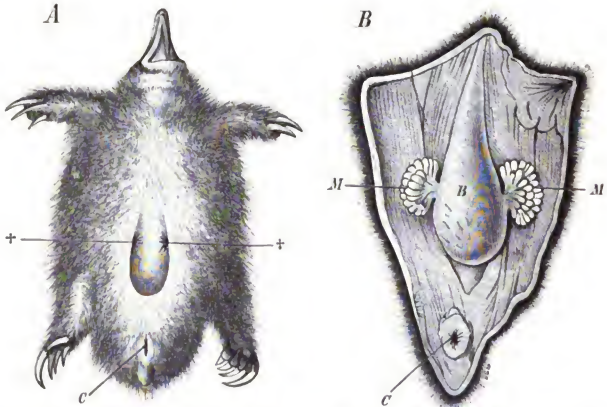


Fig. 16. A Unterseite eines brütenden Weibchens von *Echidna hystrix*. ++ Die zwei Haarbüschel in den Seitenfalten des Brutbeutels, von welchen das Sekret abtropft. B Rückseite der Bauchdecke eines brütenden Weibchens von *Echidna hystrix*. C, C Kloake. In den von starken Muskeln umgebenen Brutbeutel (B) mündet jederseits ein Büschel Milchdrüsen M, M. Nach W. Haacke.

Die Drüse selbst, welche bei *Echidna* aus langen, gewundenen, mehrfach verästelten, an ihren blinden Enden mit sackartigen Ausbauchungen versehenen Schläuchen besteht, sowie auch die Mammartaschen stehen unter dem Einfluß eines starken Hautmuskels, eines *Musculus compressor*, dessen Existenz um so notwendiger erscheint, als es bei *Echidna* noch so wenig als bei *Ornithorhynchus* zur Entwicklung von Zitzen kommt. Aber gesetzt auch, es wäre dies der Fall, so würde doch das Junge, welches erst innerhalb des Brutbeutels in noch sehr unentwickeltem Zustande die Eischale durchbricht, noch nicht imstande sein, eine Zitze (*Papilla mammae*) zu fassen und selbständig Saugbewegungen zu machen. Wie es aber unter den gegebenen Verhältnissen dennoch zum Genuß des ernährenden Drüsensekretes kommt, ob letzteres, wie behauptet wird,

an zwei im Bereich der Mammartaschen gelegenen Haarbüscheln abtropft und dann hier von dem Jungen abgeleckt wird, oder ob das Junge durch Ansaugen temporär eine Zitze formt, ist nicht mit Sicherheit bekannt¹⁾.

Von den Beuteltieren an aufwärts in der Säugetierreihe treten im Bereich der Milchdrüse bereits Zitzen auf, welche während des Laktationsgeschäftes vom Jungen gefaßt werden. Sie können je nach verschiedenen Tiergruppen eine sehr verschiedene Lage an der ventralen Rumpfseite haben; so sind sie z. B. bei Karnivoren und Schweinen in zwei nach der Leistengegend zu schwach konvergierenden, an der Bauch- und Brustgegend dahinziehenden Reihen angeordnet, oder sie sitzen in der Inguinalgegend, wie bei Ungulaten und Cetaceen. Sie können auch auf die Brustgegend beschränkt sein, wie bei gewissen Edentaten (*Bradypus*, *Manis*) Elefanten, Sirenen, bei manchen Halbaffen, Chiropteren (hier sitzen die Zitzen meist hinter der Achselgrube) und bei Primaten.

Die Zahl der Zitzen schwankt bei den verschiedenen Säugetiergruppen zwischen 7—8—11 und einem Paar; im allgemeinen richtet sie sich nach der Zahl der gleichzeitig erzeugten Jungen. Nicht selten begegnet man überzähligen oder accessorischen Brüsten oder Zitzen (*Hypermastie* und *Hyperthelie*), so z. B. bei Schafen und Bovinen. Was speziell den Menschen betrifft, so finden sich überzählige Brüste, bzw. Zitzen bei beiden Geschlechtern gleich häufig und gewöhnlich liegen sie ober- oder unterhalb der normalen, d. h. ganz ähnlich wie bei vielen Säugern in zwei, von der Axillargegend gegen die Inguinalgegend zu konvergierenden Reihen.

Sie decken sich so in ihrer Anordnung aufs genaueste mit dem bei jedem menschlichen Embryo in einem gewissen Stadium nachweisbaren Befund, wonach sich auf jeder Seite je vier Mammarorgane ober- und unterhalb von den normalen anlegen. Es besteht also in der menschlichen Ontogenese die Anlage für eine normale *Hypermastie*, resp. *Hyperthelie*, und darin liegt eine Parallele mit der bei zahlreichen Säugetierembryonen nachgewiesenen sogenannten „Milchlinie“ („Milchleiste“).

Bei den Männchen ist der Milchdrüsenapparat (*Mamma virilis*) rückgebildet, doch gehört es zu den gewöhnlichen Vorkommnissen, daß neugeborene und auch in der Pubertätszeit stehende Knaben wirkliche Milch, sogenannte „Hexenmilch“, produzieren. Auch milchende Ziegenböcke und (kastrierte) Schafböcke sind mit Sicherheit konstatiert.

Rückblick.

Das Integument besteht aus zwei genetisch verschiedenen Schichten, einer ektodermalen = *Epidermis* und einer mesodermalen = *Corium* oder *Cutis*. Erstere, wesentlich aus Zellen bestehend, ist das spezifische Hautblatt, aus welchem alle jene Organe hervorgehen, welche man

¹⁾ Über die Brutpflege des *Ornithorhynchus*, der seine Eier in einer Erdhöhle unterbringt, ist nichts Näheres bekannt, und es scheint sicher zu stehen, daß es dabei zu keiner Beutelentwicklung kommt. Sollte ein solcher in früheren phylogenetischen Entwicklungsstadien bestanden haben, so ließe sich sein etwaiger Verlust wohl durch die Anpassung an das Wasserleben erklären. In diesem Falle würde es sich also um sekundäre Abänderungen handeln.

als „Integumentalorgane“ bezeichnet (Drüsen, Horngebilde etc.). Das Corium, hauptsächlich aus Fasern sich aufbauend, hat u. a. die Aufgabe, als stützendes Element zu fungieren. Dementsprechend ist es in der Regel dicker und fester gefügt als die Epidermis oder die Oberhaut. Neben der stützenden Funktion fällt dem Corium, welches nach abwärts an das sogenannte Unterhautbindegewebe stößt, noch die Aufgabe zu, als Gefäß- und Nerven Träger, sowie zur Aufnahme der von der Epidermis einwachsenden drüsigen und hornigen Gebilde zu dienen. Auch Knochenbildungen können in demselben auftreten. Farbzellen, bezw. freies Pigment, können sowohl in der Epidermis als im Corium vorkommen.

Entsprechend ihrer exponierten Lage reagiert die Haut außerordentlich fein auf die Einflüsse der Umgebung, und auf Grund dieses Umstandes zeigt sie sich bei den verschiedenen Tiergruppen in sehr verschiedener Ausgestaltung.

Bei Fischen, sowie auch bei Amphibien-Larven begegnet man da und dort noch einem primitiven, von den Vorfahren her vererbten Flimmerkleid, und hier wie dort senkt sich die Epidermis zu drüsigen Organen in die Tiefe ein; allein während dieselben bei Fischen nur eine bescheidene Rolle spielen und auf wenige Arten, bezw. Körperstellen beschränkt erscheinen, verleihen sie der Amphibienhaut, wo sie fast allorts zu massenhafter Entfaltung gelangen, geradezu ihr charakteristisches Gepräge.

Die Schuppen der Fische entstehen als knöcherne Gebilde im Corium, gehören also zum Hautskelett.

Bei Amphibien trifft man in der Epidermis nie mehr jene Schleim- und Becherzellen, welche die Oberhaut der Fische und Dipnoer charakterisieren. An ihrer Stelle fungieren jetzt die schon oben erwähnten, überaus zahlreich vorhandenen mehrzelligen Drüsen, welche für die Feuchthaltung der Haut Sorge tragen und z. T. auch als passive Verteidigungsmittel (Giftdrüsen) dienen. Abgesehen von seinem Drüsenreichtum zeichnet sich das Integument der Amphibien auch in vielen Fällen durch einen Wucherungsprozeß aus, welcher zur Bildung von teilweise verhornten Höckern, Warzen etc., führen kann. Schuppen- und Knochenbildungen kommen bei recenten Amphibien selten vor. — Ein auf Chromatophoren beruhender Farbwechsel wird, wie bei manchen Fischen, so auch bei Amphibien beobachtet.

Die als „Häutung“ bezeichnete, von Zeit zu Zeit erfolgende Abstoßung der Hornschicht setzt sich auch auf die Reptilien und (unter mannigfaltigen Modifikationen) noch weiter hinauf in der Tierreihe fort.

Infolge der wechselnden Lebensbedingungen (Wegfall des Wasserlebens) begegnet man in der Haut der Reptilien großen Verschiedenheiten gegenüber den Amphibien, die sich vor allem in dem beschränkten Auftreten von Drüsen aussprechen. Dagegen ist die trockene, spröde Reptilhaut reich an hornigen Gebilden (Schuppen, Stacheln, Schildern, Krallen etc.) und in den Schuppen erscheint auch bereits der Mutterboden vorbereitet für Federn und Haare, wie wir ihnen bei den höheren Vertebraten begegnen. Ein Farbenwechsel kann auch bei Reptilien vorkommen.

Die Vogelhaut ist charakterisiert durch das in bestimmten „Fluren“ angeordnete Federkleid, eine zarte Epidermis und Cutis,

sowie endlich durch ihre Drüsenarmut. Die Entwicklung der Feder weist auf die Reptilschuppe zurück; beide sind homologe Bildungen. Das Federkleid, dem in erster Linie die Aufgabe zufällt, als Schutzvorrichtung des warmblütigen Organismus zu dienen, tritt zunächst als Dunengefieder auf und kann als solches persistieren, oder es kommt zur Weiterdifferenzierung in Deck- oder Konturfedern, an deren Ausbildung das Flugvermögen geknüpft ist. Ersteres ist als das Urgefieder, die Konturfeder als sekundäre Erwerbung zu betrachten. — Während das Corium bei allen Kaltblütern eine doppelte, unter rechten Winkeln sich kreuzende Schichtung aus Bindegewebsfasern besitzt, ist die Schichtung bei den Warmblütern eine regellose.

Wie das Schuppenkleid für die Reptilien und das Gefieder für die Vögel, so bildet das Haarkleid das charakteristische Merkmal für die Säugetiere, und deshalb hat man sie auch „Haartiere“ genannt. Die Haare müssen sich auf Grundlage eines ursprünglichen Schuppenkleides entwickelt haben, doch fehlt vorderhand noch ein vollkommen befriedigender Einblick in die Entstehung des ersten Urhaarkleides. Wie die Federn in „Fluren“, so sind die Haare nach „Haarströmen“ angeordnet, und zwar gibt es bezüglich ihrer Entfaltung alle möglichen Stufen der Entwicklung vom dicken Haarpelz bis zu fast vollkommenem Haarmangel (Anpassungserscheinungen an das umgebende Medium). Eine besondere Beachtung verdienen die Tasthaare Sinus- oder Tastborsten, welche in besonderem Grade mit Nerven versehen sind, so daß sie, wie dies übrigens auch für die Haare im allgemeinen gilt, als Sinnesapparate zu fungieren instande sind. Daß aber hierin nicht die Hauptbedeutung der Haare liegt, sondern daß dieselbe in einer Schutzvorrichtung des warmblütigen Organismus zu erblicken ist, liegt auf der Hand.

Während die Vogel- und Reptilienhaut außerordentlich drüsenarm ist, ist die Säugerhaut durch den Besitz zahlreicher Drüsen, die ihrem Bau nach in tubulöse und alveoläre zerfallen, ausgezeichnet. Aus Schlauchdrüsen ist die für die Mammalia charakteristische Mammarydrüse hervorgegangen, die anfangs (Monotremen) noch ohne Zitze ist, in der Reihe der übrigen Säuger aber eine solche besitzt. Zahl und Lage der Milchdrüsen zeigen große Verschiedenheiten, und nicht selten weisen Spuren auf eine früher reichlichere Entwicklung des Milchapparates zurück (Hypermastie, Hyperthelie). Eine schon in der Reihe der Monotremen sich anbahnende beutelartige Einsenkung der Bauchhaut, das Marsupium, dient zur Aufnahme des Eies, welches dasselbst seine weitere Entwicklung erfährt. Diese Einrichtung wird auf die Beuteltiere fortvererbt.

So kann man, alles in allem erwogen, vom physiologischen Gesichtspunkte aus die Funktion der Haut folgendermaßen präzisieren: sie dient in erster Linie als Schutz- und Deckmittel des gesamten Körpers, fungiert als Trägerin von Sinnesorganen und Drüsen, welche letztere, zumal bei Säugetieren, nicht nur (Schweißdrüsen) zur Wärmeregulierung des Körpers, sondern auch zum Fortpflanzungsgeschäft (Mammarorgane) in wichtiger Beziehung stehen. Die Warmblütigkeit ist an das Federkleid, bzw. an das Haarkleid angeknüpft. Von geringerer Bedeutung ist die respiratorische (Amphibien) und lokomotorische (Flimmerkleid) Funktion der Haut der Wirbeltiere.

B. Skelett.

I. Hautskelett.

Im Integument der Selachier begegnen wir kleinen Hartgebilden, welche sich bei näherer Besichtigung als aus einer Platte mit einem aufsitzenden, formell stark variierenden Stachel bestehend erweisen und die in fortwährender Regeneration begriffen sind. Die meist rhomboidal gestaltete, knöcherne Platte nennt man Sockel oder Basalplatte, und der Stachel stellt einen Hautzahn dar, an welchem man eine Schmelz- und eine Zahnbeinsubstanz unterscheiden kann. Das gesamte Gebilde ist eine sogenannte Placoidschuppe, oder ein Placoidorgan. Das Primäre bei diesen, zunächst als Schutzapparate dienenden Hartgebilden der Selachierhaut



Fig. 17. Placoidschuppen aus der Haut eines Selachiers (Halbschematisch). S, S Sockelplatten, welche durch Bindegewebe (Bg) miteinander verbunden sind. Z, Z Zähne.

ist die Schmelzbildung, während sich die Entstehung des dem mittleren Keimblatt entstammenden und dem Knochengewebe verwandten Zahnbeines in engem örtlichem Anschluß daran erst sekundär, d. h. zeitlich später, vollzieht. Der Schmelz, eine Abscheidung des äußeren Keimblattes, ist also die erste und ursprünglich einzige Hartsubstanz der Placoidorgane (Fig. 17).

Bei Ganoiden und Teleostiern bedarf es der epidermoidalen Anregung nicht mehr, sondern die zur Verknöcherung, d. h. zur Knochenschuppenbildung führende Wucherung des Corium, tritt selbständig auf. Während es also allmählich in der Ontogenese zu einem Ausfall jenes Gebildes kommt, das beim Selachier geradezu noch das bestimmende Moment für die Anlage der als Hilfsorgan fungierenden Basalplatte gewesen war, nämlich des Hautzahnes, wird die knöcherne Basalplatte allein fortvererbt, und diese ihre Selbständigkeit beherrscht nun bei höheren Wirbeltieren den Bildungsprozeß der Skelettsubstanz. Alles dies bahnt sich übrigens nur ganz langsam an, denn wir begegnen jenem primitiven Prozeß des Knochengewebes sogar noch bei der Anlage gewisser Hartgebilde des Amphibienschädels (s. d.). Weiterhin bleiben dann jene Knochen, welche ursprünglich zur Stütze von Zähnen dienten (Palatinum, Vomer, Pterygoid etc.), auch nach Fortfall der Zähne weiter erhalten, weil sie integrierende Bestandteile der Gesichtsschädel-Konstruktion geworden sind und somit nicht mehr aufgegeben werden konnten, ohne letztere in Frage zu stellen.

Aus dem Vorstehenden erhellt, daß die ersten knöchernen Hartgebilde des Wirbeltierkörpers im Bereich des Integumentes und der Mundschleimhaut entstehen, daß sie von außen kommen, daß also das knöcherne Haut- oder Exoskelett stammesgeschichtlich älter ist als das knöcherne Binnen- oder Endoskelett. Ein Anstoß zur Bildung des letzteren wird darin gesucht werden dürfen, daß das Hautskelett allmählich nach der Tiefe vordrang und Wechselbeziehungen zum unterliegenden Knorpelgewebe gewann. Daneben mag es auch noch zur selbständigen Verknöcherung der Knorpelhüllen des Perichondriums gekommen sein; es verbanden sich nun Knorpel- und Knochengewebe zu gemeinsamer Stützfunktion.

So werden weitere Komplikationen geschaffen: zu der zuvor allein bestehenden Hautossifikation tritt eine perichondrale und zuletzt noch eine, als sekundäre Erscheinung aufzufassende, enchondrale Ossifikation. Jene kommt bei Fischen und Amphibien, diese bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren am reinsten zum Ausdruck. Beide Prozesse endigen in der weitaus größten Zahl der Fälle mit einem Unterliegen des Knorpelgewebes im Kampfe der Gewebe im Organismus. (Über Deck- [Beleg-], Misch- und Ersatz-Knochen vergl. das Kopfskelett.)

Fische und Dipnoër.

Bei Cyclostomen fehlt ein Schuppenkleid durchaus; es setzt, wie wir bereits wissen, erst ein bei den Selachiern (Placoidorgane). Bei Ganoiden treten dicke, rhombische Platten auf,

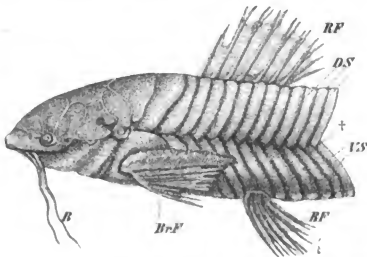


Fig. 18. Hautpanzer eines Panzerwelses (Kallichthys). B Barteln, BF Bauchflosse, BrF Brustflosse, DS und VS dorsale und ventrale Knochenschilde, RF Rückenflosse, † Seitenlinie, wo die dorsalen und ventralen Schilde zusammenstoßen.

welche, den größten Teil des Körpers bedeckend, der tieferen Schicht der Basalplatten der Placoidorgane homolog sind. Sie können von einer glänzenden, jedoch nicht mit einem Schmelz zu verwechselnden Ganoin-Schicht mesodermaler Abkunft überzogen und mehr oder weniger reichlich bezahnt sein.

Die durch die mannigfaltigsten Reliefbildungen charakterisierten Teleostierschuppen zerfallen in Cycloid- und Ctenoidschuppen. Erstere, durch Abrundung der Ecken ursprünglich rhombischer Schilder entstanden, sind ganzrandig, rundlich oder polygonal, letztere haben einen gezähnelten, ausgezackten Hinterrand. Zwischen beiden Schuppenformen bestehen die allerverschiedensten Übergänge. Stets stecken die Schuppen in Fächern der Cutis, in sogenannten Schuppentaschen (Fig. 4). Letztere, sowie die dachziegelartige Deckung sind als sekundäre Erwerbungen zu betrachten. An dem sich entwickelnden Organ kann man eine oberflächliche, spröde Deckschicht, das als reines Zellprodukt aufzufassende Dentin, sowie eine aus mehreren Schichten bindegewebiger Natur bestehende Basalplatte unterscheiden. Beide Schichten verkalken später in einer für jede Schicht typischen Weise ganz unabhängig voneinander.

Bei manchen Teleostiern und Ganoiden fehlen Schuppen, oder sind sie nur in Rudimenten vorhanden (Rückbildungserscheinungen).

Wieder in anderen Fällen, wie z. B. bei Panzerwelsen, Plectognathen, Lophobranchiern u. v. a., kann es ähnlich wie bei den fossilen Panzerganoiden und den recenten Knochenganoiden, zu starken Knochenschienen kommen, so daß der ganze Körper in einem derben und soliden Kürass steckt (Fig. 18). Dasselbe gilt auch für die, die ältesten Wirbeltiere repräsentierenden Placodermen des Silurs und Devons.

Amphibien, Reptilien und Säuger.

Von dem starken Hautknochenpanzer der fossilen Ganocephalen, Stegocephalen und Labyrinthodonten haben sich bei den recenten Amphibien nur geringe Spuren erhalten. Dahin gehören die Knochenplatten, welche sich in der Rückenhaut gewisser ungeschwänzter Amphibien (*Ceratophrys dorsata* und *Ephippifer aurantiacus*) entwickeln, und ferner die zwischen die Hautschienen eingesprengten Schuppen der fußlosen Amphibien, der Gymnophionen oder Cöcilien. Letztere besitzen manche Vergleichungspunkte mit den Fisch- und Dipnoerschuppen und lassen sich andererseits auf das Schuppenkleid der uralten Molche (*Discosaurus*) der Permformation zurückführen.

Noch viel mächtiger aber gestaltete sich der Hautpanzer untergegangener Reptiliengeschlechter, wie z. B. derjenige mancher Ornithopoda (*Stegosaurus*). Hier entwickelten sich metergroße, mit einem dicken Hornüberzug versehene Knochenplatten und Knochenstacheln bis zu 63 cm Länge in der Rückengegend. Der Kopf war mit einem Hornschnabel versehen. Auch andere fossile Saurier, wie der *Teleosaurus*, der triassische *Aëtosaurus ferratus*, sowie zum Teil auch die der Kreideperiode angehörigen kolossalen Dinosaurier (*Ceratopsidae*) besaßen ein starkes Exoskelett.

Ich verweise zu dem Behufe auf Fig. 20, welche die hintere Hälfte der Wirbelsäule des Dinosauriers *Diplodocus* aus Wyoming (U. S. Amerika) im Vergleiche mit den Größenverhältnissen des Menschen darstellt. Das Tier war ein plumper Pflanzenfresser, der die Nahrung mit den zierlichen Vorderzähnen ergriff und sie dann ungekaut ver-

schlang. Mahlzähne waren nicht vorhanden. Die Gesamtlänge des Tieres belief sich auf 17—18 m, d. h. auf ca. 60 Fuß, wobei die Hälfte auf den enormen Schwanz kam. Letzterer (von gewaltiger

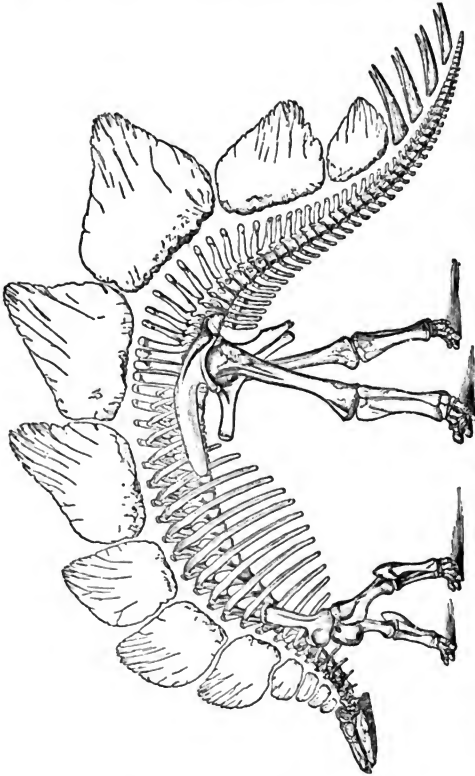


Fig. 19. *Stegosaurus ungulatus*, Marsh, $\frac{1}{30}$ der natürlichen Größe. (Jura-Formation.) Restauriert.

Muskulatur bewegt) war ein wichtiger Faktor für die Fortbewegung zu Wasser (Schwimm-, Ruderorgan) und zu Land. In beiden Fällen war er ein Hebel-, Stütz- und Balanzier-Apparat, um das Tier im Gleichgewicht zu halten.



Fig. 20. Hintere Hälfte der Wirbelsäule des Dinosauriers *Diplodocus*. Nach H. F. Osborn.

Die als rein dermale Ossifikation aufzufassenden „Bauchrippen“ („Parasternalelemente“) bilden bei *Stegocephalen*, wo noch sehr primitive Verhältnisse vorliegen, schräg verlaufende Schuppenreihen, die in bilateral-symmetrischer Anordnung die ganze Bauchseite zwischen Schulter- und Beckengürtel bekleiden. Bei höherer Entwicklung decken sich die einzelnen Schuppen nicht mehr, sondern differenzieren sich zu kurzen Stäbchen, die einfach nebeneinander gereiht erscheinen. Bei der fossilen *Archaeopteryx* zeigen sich die Bauchrippen schon stark zurückgebildet.

Unter den recenten Formen finden sich Bauchrippen bei *Hatteria* noch in voller Ausbildung und bestehen hier je aus einem Mittelstück sowie aus einer rechten und linken Seitenspange. Die

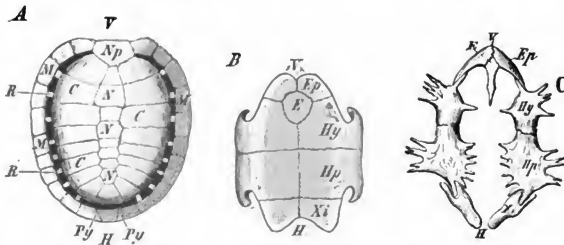


Fig. 21. A und B Carapax und Plastron einer jungen *Testudo graeca*, C Plastron von *Chelone midas*. C, C Costalplatten, E Entoplastron, das vielleicht einem Episternum entspricht, Ep Epiplastron, das vielleicht einer Clavicula entspricht, Hp Hypoplastron, Hy Hyoplastron, M, M Marginalplatten, N, N Neuralplatten, Np Neuralplatte, Py, Py Pygalplatten, R, R Rippen, Xi Xiphiplastron. (V bedeutet vorne, H hinten.)

so aus drei Elementen zusammengesetzten Spangen durchsetzen den geraden Bauchmuskel, ohne sich jedoch mit der Zahl der Körpermitameren zu decken. Sie übertreffen letztere vielmehr an Zahl bedeutend.

Auch bei Krokodilen finden sich solche Spangen. Ihre Anordnung entspricht der Zahl der Rippen, mit welchen sie aber hier so wenig als anderwärts etwas zu schaffen haben. Sie stoßen in der Medianlinie („Linea alba“) nicht mehr zusammen, sondern bestehen, mit Ausnahme der vordersten Spange, welche einheitlich ist, jederseits aus zwei fest miteinander verbundenen Teilen. Offenbar handelt es sich hierin bereits um Rückbildungsprozesse.

Unter den heutigen Reptilien zeichnen sich die Krokodile und namentlich die Schildkröten durch ein wohl entwickeltes Hautskelett aus (Fig. 21). So unterscheidet man bei den Schildkröten einen aus zahlreichen Stücken bestehenden Rücken- und Bauchschild (Carapax und Plastron). Der Bauchschild, dessen größerer hinterer Abschnitt wohl mit den stark veränderten Resten von Bauchrippen homologisierbar ist, entsteht als reine Dermalverknöcherung, während beim Rückenschild z. T. enge Beziehungen bestehen zum Innenskelett (Bogen, bzw. Dornfortsätze der Wirbel

und Rippen, welche beide sich schon frühe in der Ontogenese zu Platten verbreitern). Alles dies geschieht unter gleichzeitiger Rückbildung der Interkostalmuskeln, welche vollständig verschwinden, teilweise auch der Rückenmuskeln, ferner der Gelenkfortsätze der Wirbel, der Intervertebral- und der Rippengelenke.

Von großer Bedeutung ist eine schon bei fossilen Fischen und Amphibien, sowie bei Urreptilien auftretende dermale Verknöcherung in der Brustgegend. Ihre Anlage ist stets eine paarige, allein später kommt es zur Bildung einer unpaaren, bei verschiedenen Reptilien (Saurier, Krokodile) formell stark variierenden Platte, die als **Episternum** bezeichnet wird (Fig. 22).

Bei Schildkröten und Schlangen findet sich nichts Derartiges, und auch bei Vögeln legt sich der Episternalapparat nicht einmal mehr in der Ontogenese an, ist also wohl hier schon seit langer Zeit zurückgebildet.

Am Säugetierbrustbein wird ein gewisser Abschnitt (kraniale Partie) als letzter Rest eines dermalen Episternums niedriger Formen gedeutet, und dasselbe gilt auch für gewisse im Bereich des Sternoclaviculargelenkes und am vorderen Sternalrand liegende knorpelig-knöcherne Gebilde. Sichereres ist nicht

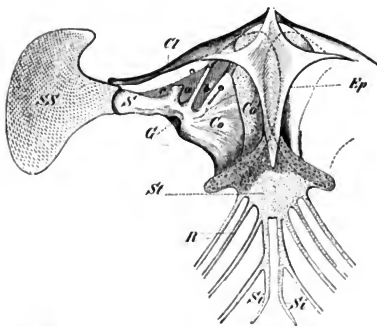


Fig. 22. Schultergürtel und Sternum von *Hemidactylus verrucosus*. *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *Co* Coracoid, *Co'* knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *R* Rippen, *S* Scapula, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *St* Sternum.

bekannt, und so hat man den Vorschlag gemacht, den Namen „Episternalapparat“ für die Säugetiere vorläufig zu streichen und statt dessen für jene fraglichen Gebiete den Ausdruck Prosternum zu gebrauchen (Fig. 45). (Vergl. später das Sternum.)

Unter den Säugetieren sind allein die Gürteltiere mit einem genetisch auf einen Verknöcherungsprozeß der Lederhaut zurückführbaren Hautskelett versehen. Es bildet einen aus fünf beweglich untereinander verbundenen Platten zusammengesetzten Rückenschild; die eine Platte deckt den Kopf, die andere den Hals, eine dritte die Schultern, eine vierte und fünfte die Rücken-, Lenden- und Beckengegend. Auch Schwanz- und Gliedmaßen können von unvollständigen Knochenringen und Platten bedeckt sein. Ob dieses Hautskelett direkt von jenem der Reptilien abzuleiten ist, erscheint sehr zweifelhaft; viel wahrscheinlicher ist, daß es als eine sekundäre Bildung aufzufassen ist. Neben diesen Knochenbildungen existieren aber bei Gürtel-

tieren und deren Verwandten in der Haut, und zwar an verschiedenen Körperstellen, auch epidermoidale Hornschuppen in wechselnd guter Ausbildung.

Rückblick.

Die genetisch an das Integument geknüpften Placoidorgane der Selachier sind als die primitivsten knöchernen Hartgebilde des Wirbelkörperkörpers zu betrachten. Dieselben repräsentieren auf Sockelplatten aufsitzende Zahnbildungen und stellen in ihrer Gesamtmassse einen noch sehr einfachen dermalen Schutzapparat dar. Bei Ganoiden und Teleostiern treten sie in der Regel in ihrer ursprünglichen Form (als mit Schmelz überzogene Kegel) nicht mehr in die Erscheinung, sondern es kommt hier nur noch zur Ausbildung der Sockelplatten, welche zu Schuppen- und kleineren oder größeren Hautknochenschildern konfluieren. Während es sich also hier bereits um einen abgekürzten Entwicklungsprozeß handelt, sehen wir bei Amphibienlarven den ursprünglichen Bildungsmodus bei der Anlage der Schleimhautknochen der Mundhöhle wieder repetiert. Von hier aus ergeben sich selbstverständlich auch weitere Schlüsse auf die phylogenetische Entstehung der Hautknochen des Schädels im allgemeinen, allwo sie, wie dies später noch weiter anzuführen sein wird, zum übrigen Kopfskelett in wichtige Beziehungen treten.

Nicht nur bei Fischen, sondern auch bei fossilen Amphibien und Reptilien spielt das aus zahlreichen und zuweilen mächtigen Platten bestehende Hautskelett eine hervorragende Rolle, während es bei recenten Amphibien und den höheren Wirbeltieren dem Innenskelett gegenüber in den Hintergrund tritt. Relativ gut ausgeprägt findet es sich noch in den Bauchrippen gewisser Saurier, sowie im Bauch- und Rückenschild der Schildkröten.

Ob das unter den Säugern nur bei Gürteltieren auftretende Hautskelett von demjenigen der Reptilien abzuleiten ist, oder ob es, was wahrscheinlicher ist, eine sekundäre Erwerbung darstellt, kann zurzeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden.

II. Inneres Skelett.

Während unter dem Namen „Hautskelett“ diejenigen knöchernen Teile zusammengefaßt werden, welche in der Regel zeitlebens im Bereich der äußeren Haut verharren, bezeichnet man als Innenskelett jene knorpeligen und knöchernen Hartgebilde, welche eine tiefere Lage einnehmen. Von diesen sind alle knorpeligen Bestandteile, die man in ihrer Gesamtheit als Primordialskelett bezeichnet, zweifellos von vornherein in der Tiefe entstanden zu denken, und sie bildeten während langer Zeiträume überhaupt das einzige Innenskelett, wie dies für die Selachier z. B. heute noch gilt. Weiterhin kam es dann im Bereich des Innenskelettes zu Knochenbildungen, und zwar nach doppeltem Modus. Erstens kann dabei eine primäre Knochenanlage ebenfalls in der Tiefe angenommen werden, und zweitens können sich zum knorpeligen Innenskelett knöcherne Elemente hinzugesellen, welche phylogenetisch auf Hautknochen zurückführbar, im Laufe der Zeit aber

in die Tiefe gerückt sind und sich mit den dort selbständig entstandenen Knochen sekundär verbunden haben.

Über die Zugehörigkeit zu einer dieser beiden Kategorien kann nur die Vergleichung, bzw. die vergleichende Entwicklungsgeschichte entscheiden.

Beziehungen des Knochens zum Knorpelskelett können sich darauf beschränken, daß sich der Knochen dem Knorpel nur auflagert („Deck-“ oder „Belegknochen“). Es kann aber auch ein Knochen von vorneherein im Perichondrium entstehen („perichondraler Knochen“), und dieser kann im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in den Knorpel einwachsen und dessen Stelle einnehmen („endochondraler Knochen“). — Unter den Deckknochen kann das Knorpelskelett im Laufe der Phylogenese schwinden, und ebenso kann gelegentlich ein Knochen, der seiner Stammesgeschichte nach als perichondrale Auflagerung entstand, später scheinbare Selbständigkeit erlangen, indem die knorpelige Unterlage nicht mehr zur Ausbildung gelangt (vergl. den Teleostierschädel).

1. Wirbelsäule (Columna vertebralis).

Die schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung erwähnte Chorda dorsalis oder Rückensaite stellt den uralten Vorläufer des Achsenskelettes, der Wirbelsäule, dar. Dieselbe besteht aus einem in der Längsachse des Körpers, zwischen Nervenrohr und Aorta, bzw. Darmrohr verlaufenden elastischen Strang, welcher aus dem primären inneren Keimblatt hervorgeht, also epithelialer Natur ist. Sein Parenchym besteht aus großen, saftreichen Zellen, welche eine Hüllmasse, die sogenannte primäre Chordascheide, produzieren. Diese liegt ursprünglich der Chorda aufs innigste an, wird aber später mehr oder weniger weit davon abgehoben, indem sich zwischen ihr und der Chorda selbst später eine zweite Hüllmasse, die sogen. sekundäre Chordascheide, bildet, wodurch die stützende Funktion der Rückensaite nicht unwesentlich erhöht wird (Fig. 23 A—C). Auf die hierbei sich abspielenden, sehr komplizierten Bildungsprozesse will ich nicht weiter eingehen, sondern nur hervorheben, daß es weiterhin im Bereich der Chorda zu Knorpel- und Knochenanlagen kommt, wodurch die Chorda selbst entweder nur wenig, oder aber in so bedeutender Weise beeinflusst wird, daß sie sich mehr oder weniger rückbildet, oder gar, wenn jene Hartsubstanzen ganz an ihre Stelle treten, völlig zugrunde geht. Kurz, die Ausbildung der Knorpel- bzw. Knochen-substanz steht in umgekehrtem Verhältnis zu der physiologischen Bedeutung der Chorda als eines stützenden Organes für den Wirbeltierkörper (Fig. 23 A—E). Als solches wird also die Chorda eine immer größere Beschränkung erfahren, je mehr die Knorpel- und Knochen-substanz die Oberherrschaft gewinnt. Dieses geschieht unter Bildung metamerer, ringförmiger Skelettstücke, die man als Wirbel (Vertebrae) bezeichnet, und an welchen man zunächst einen Bogen (Arcus) und dann weiterhin einen Körper (Corpus) unterscheidet (Fig. 23, E u. Fig. 24). Die Wirbel sind es nun, welche auf den anfänglich rein zylindrischen Chordastrang in obengenanntem Sinn Einfluß gewinnen und von Stelle zu Stelle Einschnürungen des-

selben zustande bringen oder ihn endlich ganz verdrängen können. Infolgedessen begegnet man z. B. nicht selten intervertebral und vertebral eingeschnürten Chordazonen.

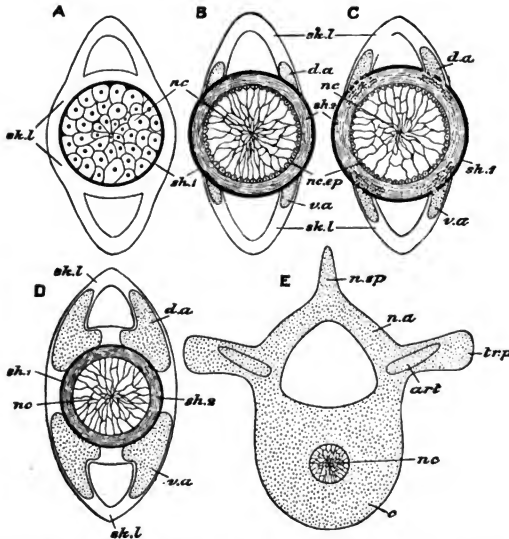


Fig. 23. Entwicklung der Chordascheiden und der Wirbelsäule. Schema. **A** Erstes Stadium, *nc* Chorda-Zellen, *sh¹* primäre Chordascheide, *sk. l* umgebendes mesodermales Gewebe. **B** Späteres Stadium (Cyclostomen, Knorpelganoiden). Die zentralen Chordazellen (*nc*) sind in Rückbildung begriffen (vakuolisiert), die peripheren Chordazellen zeigen eine epithelartige Anordnung (*nc. ep*), *sh²* sekundäre Chordascheide. In dem umgebenden mesodermalen Gewebe ist es zur Anlage von ventralen und dorsalen Bögen (*v. a* und *d. a*) gekommen. **C** Das Knorpelgewebe hat die primäre Chordascheide durchbrochen und ist in die sekundäre Chordascheide eingedrungen (Holocephalen, Selachier, Dipnoë). **D** Knorpelgewebe umwächst die Chorda an der Außenseite ihrer Scheiden; letztere gehen ihrem Verfall entgegen (Knochenganoiden, Teleostier, Amphibien, Amnioten). **A—D** repräsentieren die Kaudalregion. **E** zeigt ein späteres Stadium eines Rumpfwirbels. Die Chorda (*nc*) ist stark rückgebildet und eingeschnürt. Das Knorpelgewebe ist zu einer einheitlichen Masse zusammengefloßen und lässt ein Centrum (*c*), d. h. einen Wirbelkörper, obere oder neurale Bögen (*n. a*), einen Dornfortsatz (*n. sp*), Querfortsätze (*tr. p*) und Gelenkfortsätze (*art*) erkennen.

Die, die einzelnen Wirbel verbindenden Ligamenta intervertebralia stellen Gewebspartien dar, welche auf einem niedrigeren Entwicklungsstadium stehen geblieben sind, als die Wirbel selbst.

Bei weiterer Ausbildung der Columna vertebralis treten im Stadium cartilagineum und im Stadium osseum verschiedene Fort-

satzbildungen auf, so daß sich die, wie bereits erwähnt, ursprünglich nur aus einem Körper und aus einem Bogen bestehende Grundform des Wirbels komplizierter gestaltet. Jene Fortsätze sind teils im Anschlusse an die Muskulatur (Processus spinosi und transversi), teils im Interesse der gelenkigen Verbindung der Wirbel untereinander entstanden zu denken (Processus obliqui s. articulares).

Außer den das Rückenmark umschließenden dorsalen oder neuralen Bogen (Neurapophysen) gibt es auch noch ventrale Bogen, welche die Körperhöhlen, bezw. die großen, in der Längsachse des Kaudalabschnittes verlaufenden Blutgefäße umschließen (Basalstümpfe, Rippen, Hämapophysen).

Fische und Dipnoër.

Die Wirbelsäule aller Fische und Dipnoër zeichnet sich durch einen sehr einheitlichen Charakter ihrer Elemente aus, so daß man stets nur einen Rumpf- und einen Schwanzteil unterscheiden kann. Die Grenze zwischen beiden fällt mit dem Hinterende der Leibeshöhle zusammen.

Die noch sehr primitiv sich verhaltende Chorda des *Amphioxus* zeigt in ihrer Struktur den Cranioten gegenüber manche Besonderheiten, auf die aber hier näher einzugehen nicht der Ort ist.

Bei den Cyclostomen (*Petromyzonten*) sehen wir insofern einen Fortschritt angebahnt, als hier zum erstenmal Knorpel-elemente auftreten, welche Wirbelkörpern, Bogenrudimenten und Dornfortsätzen entsprechen. In der Schwanzgegend kommt es zu zusammenhängenden Verknorpelungszonen, trotzdem aber fungiert auch hier die Rückensaite als wichtigstes Stützelement des Rumpfes.

An die Verhältnisse der Cyclostomen lassen sich diejenigen der Knorpelganoiden, Holocephalen und Dipnoër direkt anknüpfen, insofern sich auch bei ihnen der metamere Charakter in erster Linie durch die oberen Bogen ausspricht.

Statt der Wirbelkörper fungiert hier die unveränderte Chorda, bezw. deren starke, konzentrisch geschichtete sekundäre Scheide (s. oben). Die dorsalen Knorpelpartien wachsen zu oberen, die ventralen zu unteren Bogen aus. Die ventralen Bogen umschließen in der Schwanzgegend die Aorta und die Vena caudalis, weiter nach vorne aber kommt es nicht mehr zum Zusammenschluß des Knorpels in der ventralen Mittellinie, und infolgedessen endet der untere Bogen jederseits in einem lateralwärts gerichteten Knorpelzapfen, „Basalstumpf“, der sich abgliedern und rippenartige Anhängsel darstellen kann. Die oberen Bogen können sich in Processus spinosi fortsetzen.

Bei Selachiern, Knochenganoiden und Teleostiern herrschen, was die dorsalen und ventralen Bogen anbelangt, noch vielfach die oben geschilderten Verhältnisse, allein das ganze Achenskelett gewinnt dadurch einen ungleich festeren, solideren Charakter, daß zu den Bogen und den zwischen denselben liegenden sog. Schaltstücken (*Intercalaria*) auch noch knorpelige, kalkknorpelige,

resp. knöcherne Wirbelkörper treten. Die Wirbelkörper nehmen, wie aus dem Vorstehenden erhellt, ihre ursprüngliche Entstehung aus dem Bogen, entsprechen aber gleichwohl in ihrer Zahl durchaus nicht immer derjenigen der dorsalen Bogenstücke, ein Verhalten, auf das ich bei Besprechung der Amphibien-Wirbelsäule wieder zurückkommen werde. Die Wirbelkörper haben in der Regel eine sanduhrförmige Gestalt, d. h. sie sind bikonkav oder amphicöl, da die Chorda in ihrem Zentrum eingeschnürt, oder ganz rückgebildet sein kann, während sie zwischen je zwei Wirbelkörpern ausgedehnt ist.

Was speziell die Wirbelsäule der Teleostier betrifft, so muß als charakteristischstes Merkmal hervorgehoben werden, daß der Knorpel im Vergleich mit den übrigen Fischen, wie in erster Linie mit den Ganoiden, in der Regel stark in den Hintergrund tritt. Es handelt sich also um eine sekundär erworbene Reduktion der knorpeligen Anlage. Im Innern des stets amphicölen Wirbelkörpers kann der Körper in Kreuzform erhalten sein.

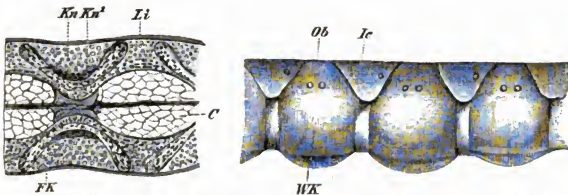


Fig. 24. Stück der Wirbelsäule eines jungen Haifisches (*Scyllium can.*). Nach Cartier, C Chorda, FK die dazwischen liegende, in Verkalkung begriffene Faserknorpelmasse, Kn äussere, Kn' innere Knorpelzone, Li Intervertebralligament.

Fig. 25. Stück der Wirbelsäule von *Scymnus*. Ic Intercalarstücke, Ob obere Bogen, WK Wirbelkörper. Die in den Bogen und den Intercalarstücken sichtbaren Löcher bezeichnen den Austritt der Spinalnerven.

Eine besondere Aufmerksamkeit erheischt die Schwanzwirbelsäule der Fische, und wir haben dabei von dem primitiven Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und Dipnoër auszugehen. Hier läuft die Chorda dorsalis vollkommen gerade bis ans Hinterende des Körpers und wird ganz symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben (Fig. 26). (Diphycerker Fischschwanz.) Diesem Verhalten begegnen wir auch bei devonischen Fischen, sowie in den Jugendstadien der Knochenfische. Bald tritt aber hier infolge ungleicher Wachstumsverhältnisse eine stärkere Entwicklung der ventralen Hälfte der Schwanzflosse, resp. ihres Stützskelettes ein, und dadurch erfährt die Wirbelsäule eine Abweichung in dorsaler Richtung (Heterocerker Fischschwanz) (Fig. 27). Die Heterocerkie kann eine äußerlich sofort erkennbare sein (viele fossile Fische, die meisten Selachier und Ganoiden), oder sie ist nur eine innerliche und wird durch eine mehr oder weniger symmetrische Schwanzflosse äußerlich maskiert¹⁾ (Fig. 28). (*Lepidosteus*, *Amia*, *Salmo*,

¹⁾ Man gebraucht für dieses Verhalten dann den Ausdruck „Homocerker Schwanz“.

Esox u. v. a.) Das letzte Ende der Wirbelsäule wird häufig durch ein stabförmiges Skelettstück („Urostyl“) gebildet, und die ventral davon sitzenden, durch Größe ausgezeichneten Hämalbogen werden als „hypurale Knochen“ bezeichnet.

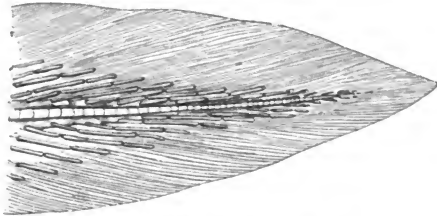


Fig. 26. Schwanz von *Protopterus*.

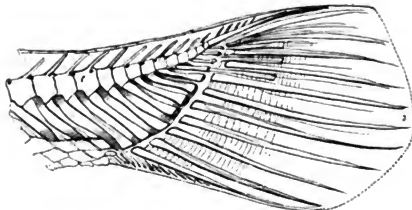


Fig. 27. Schwanz von *Lepidosteus*.

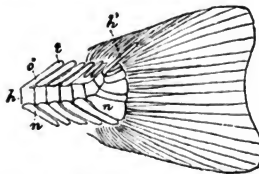


Fig. 28. Schwanzflosse und Hinterende der Wirbelsäule eines Lachses. Nach BOAS. *h* Wirbelkörper, *h'* Urostyl, *n* untere Bögen nach hinten in die Hypuralstücke übergehend, *ö* obere Bögen, *t* Dornfortsätze.

Haie und Ganoiden besitzen eine größere Wirbelzahl (bis nahe an 400) als die Teleostier, bei welchen selten mehr als 70 Wirbel getroffen werden; der Aal besitzt übrigens ca. 200. Die geringste Wirbelzahl (bis nur 15) findet sich bei den Plectognathen.

Amphibien.

Abgesehen von den Schleichenlurchen bahnt sich bei den übrigen Amphibien bereits eine Differenzierung des Achsenskelettes in einzelne Regionen an. Diese Abgrenzung erscheint dann bei den meisten höheren Vertebraten derart durchgeführt, daß man eine *Regio colli*, *thoracis*, *lumbalis*, *sacralis* und *caudalis* unterscheiden kann. Dabei gilt als durchgehendes, für die ganze

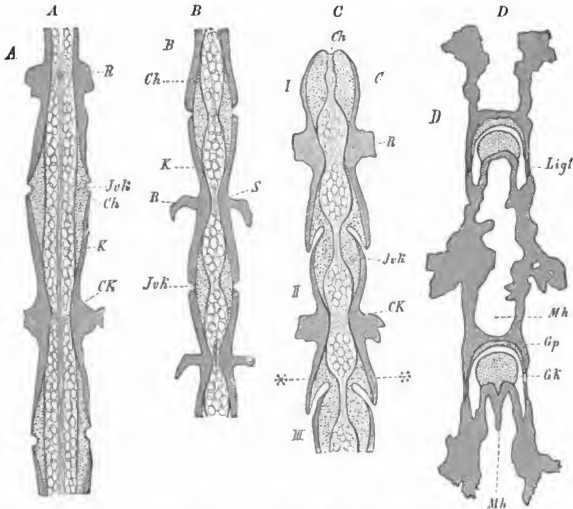


Fig. 29. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. A von *Ranodon sibir.*, B von *Amblystoma tigrinum*, C von *Gyrinophilus porphy.* (die drei vordersten Wirbel I, II, III), D von *Salamandrina perspicill.* Ch Chorda, CK Intervertebrale Knorpel- und Fettzellen, Gp, Gk Gelenkpfanne und Gelenkkopf, JvK Intervertebralknorpel, K Peripherer Knochenmantel des Wirbelkörpers, Lig Ligamenta intervertebralia, Mh, Mh Markhöhlen, R Rippen und Querfortsätze, S Intervertebrale Einschnürung der Chorda bei *Amblystoma tigr.* ohne Knorpel- und Fettzellen.
** Die Intervertebral liegenden Knorpelkommissuren.

Wirbeltier-Reihe anwendbares Gesetz, daß sich die einzelnen Regionen stets auf Kosten benachbarter vergrößern. Dies tritt allerdings bei Reptilien, Vögeln und Säugern noch viel typischer hervor.

Wie bei den meisten Fischen, so erleidet auch bei den Urodelen im Larvenzustand die Chorda dorsalis eine im Bereich des Wirbelkörpers erfolgende Einschnürung, während sie zwischen je zwei Wirbeln weiterwächst und sich dementsprechend ausdehnt. Also

handelt es sich auch hier um amphicöle, d. h. um kaudal- und kranialwärts ausgehölte Wirbelkörper, bei deren Entwicklung eine stufenweise fortschreitende Reduktion (Unterdrückung) des Knorpelgewebes beobachtet wird, und der ursprünglich als perichondral entstanden zu denkende Knochen den Charakter einer selbständigen Bildung gewinnt.

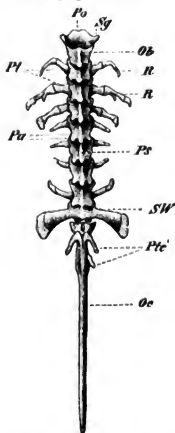


Fig. 30. Wirbelsäule eines ungeschwänzten Amphibiens (*Discoglossus pictus*). Ob oberer Bogen des ersten Wirbels, Pa Processus articularis, Po sein vorderer Fortsatz („Dens“), Ps Processus spinosi, Pt Processus transversus der Rumpfwirbelsäule, Pte Processus transversus der Kaudalwirbelsäule (Os coccygis, Oc), R Rippen, Sy die seitlichen Gelenkflächen des ersten Wirbels, SW Sakralwirbel.

Über weitere Differenzierungen der betreffenden Hartsubstanzen vergl. die Fig. 29, aus welcher zu ersehen ist, daß es da und dort infolge fortschreitender Resorptionsprozesse zur Bildung einer Gelenkhöhle kommen kann, so daß man am Wirbelkörper der höheren Urodelen vorne einen von Knorpel überzogenen Gelenkkopf, hinten dagegen eine von Knorpel ausgekleidete Pfanne unterscheiden kann (opisthocöler Wirbelcharakter).

Somit kann man in der Ausbildung der Urodelenwirbelsäule drei Etappen unterscheiden: 1. eine Verbindung der einzelnen Wirbelkörper durch die intervertebral ausgedehnte Chorda dorsalis; 2. eine Verbindung durch intervertebrale Knorpelmassen und 3. endlich eine gelenkige Verbindung. Diese drei verschiedenen Entwicklungsstadien finden ihre vollkommene Parallele in der Stammesentwicklung der geschwänzten Amphibien, indem sowohl alle fossilen Formen, wie z. B. die Stegocephalen der Kohle und die Labyrinthodonten, als auch die Perennibranchiaten, Derotremen, sowie viele Salamandrinen einfach bikonkave Wirbel ohne Differenzierung von Gelenkköpfen und -Pfannen aufweisen.

Im Gegensatz zu den Urodelen zeigen die Wirbel der ungeschwänzten Amphibien in der Ontogenese eine reichere knorpelige Ausgestaltung, und stets kommt es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu echten Gelenkbildungen, bei welchen der Gelenkkopf in der Regel am hinteren, die Gelenkpfanne am vorderen Wirbelende entsteht (procoöler Typus). Ein weiterer Unterschied liegt in dem Verhalten der Chorda, indem sie intra-

vertebral länger persistiert, als intervertebral, ein Verhalten, das an die Reptilien erinnert.

Wesentliche Verschiedenheiten endlich machen sich bei geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien hinsichtlich der Schwanzwirbelsäule bemerklich. Der lange, an die Urodelen erinnernde Kaudalteil der Froschlarchen-Wirbelsäule geht mit der Verwandlung des Tieres allmählich einer Rückbildung entgegen, und die innerhalb des Rumpfes gelegenen Wirbel fließen schließlich zu einem langen,

ungegliederten, dolchartigen Knochen, dem sog. Steißbein (*Os coccygis*) miteinander zusammen (Fig. 30, *Oc*).

Während obere Bogen allen Amphibien zukommen, finden sich untere nur bei Urodelen und sind hier auf den Schwanz beschränkt (vergl. das Kapitel über die Rippen).

Die Dornfortsätze, sowie die vom zweiten Wirbel an auftretenden, in der Regel doppelwurzeligen Querfortsätze zeigen die allerverschiedensten, häufig nach Körpergegenden variierenden Gestaltungen und Größenverhältnisse. Eine besonders starke Entfaltung — und dies gilt vor allem für die Anuren — zeigt der *Processus transversus* des das Becken tragenden, einzigen Sakralwirbels.

An jedem Wirbel unterscheidet man bei allen Amphibien zwei Paare von Gelenkfortsätzen (*Processus articulares s. obliqui*), welche an der vorderen und hinteren Zirkumferenz der Basis des Wirbelbogens angeordnet sind und mit überknorpelten Flächen von Wirbel zu Wirbel dachziegelartig übereinandergreifen (Fig. 30, *Pa*). Rechnet man dazu noch das Verhalten der Dornfortsätze, die, wie oben erwähnt, bei manchen Urodelen miteinander artikulieren können, so läßt sich verstehen, wie aus der in ihren einzelnen Gliedern nur wenig beweglichen Wirbelsäule der Ganoiden und Selachier bei Amphibien, wie vor allem bei Urodelen, eine zierliche, in ihren einzelnen Stücken leicht bewegliche Kette geworden ist, welche in letzter Instanz auf die veränderte, dem Landleben angepasste Bewegungsart des Tieres zurückzuführen ist.

In Anpassung an die immer freier sich gestaltende Beweglichkeit des Kopfes erscheint der erste Wirbel in bestimmter Weise modifiziert. Er wird Atlas genannt, obgleich er dem Atlas der höheren Wirbeltiere nicht homolog ist. Er stellt im wesentlichen einen einfachen Ring mit schwachem Wirbelkörper dar. Rippen und Querfortsätze fehlen entweder ganz, oder es sind letztere nur in Rudimenten vorhanden. Nach vorne zu, basalwärts, besitzt er einen schaufelartigen, die Artikulation mit dem Schädel vermittelnden Fortsatz, der sowohl nach Größe als nach Form bei den verschiedenen Amphibiengruppen stark variiert. Außer jenem Fortsatz = *Tuberculum interglenoidale* (*Processus odontoideus* aut.) ist der Atlas noch durch zwei laterale Gelenkpfannen mit den *Condyli occipitales* des Schädels verbunden, so daß also drei Atlanto-occipital-Verbindungen existieren. Der erste Wirbel wird als die einzige *Vertebra cervicalis* betrachtet, doch ist dazu zu bemerken, daß die Leibeshöhle erst im Bereich weiter nach hinten gelegener Wirbel beginnt¹⁾.

Auf die einzelnen Regionen verteilen sich die Wirbel folgendermaßen, wobei aber individuelle Schwankungen nicht ausgeschlossen sind:

¹⁾ Die größte Wirbelzahl besitzen die Schleichenlurche (*Gymnophionen*). Unter diesen erreichen manche eine Körperlänge bis gegen 160 cm, und bei solchen Riesenspezimenen wurden 275 Wirbel gezählt. Bei Urodelen, wo man Hals-, Stamm-, Sakral- und Kaudalwirbel unterscheiden kann, zeichnen sich die *Perennibranchiaten* und *Derotremes* durch eine ungleich größere Wirbelzahl (60–100) aus als die *Salamandrin*en.

	Hals- wirbel	Stamm- wirbel	Sakral- wirbel	Kaudal- wirbel	Summe aller Wirbel
<i>Salamandrina perspicillata</i> . .	1	13	1	32—42	47—57
<i>Triton cristatus</i>	1	15	1	36	53
<i>Triton helveticus</i>	1	12	1	23—25	37—39
<i>Spelerpes fuscus</i>	1	14	1	23	39

Bei den recenten Anuren zählt man in der Regel acht präsakrale und einen sakralen Wirbel, welcher letzterer wohl abgegliedert, oder mit dem Os coccygis synostotisch verbunden sein kann. Die Frösche des Diluviums und des Tertiärs besaßen elf wohl differenzierte Wirbel, wovon zwei auf das Steißbein kamen.

Reptilien.

In der Reihe der Reptilien gewinnt das Skelett im allgemeinen, und so auch die Wirbelsäule, einen solideren, stärkeren Charakter, und die Chorda bleibt während der

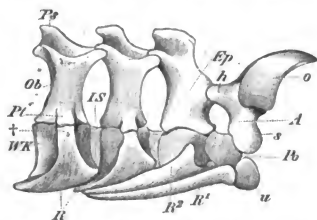


Fig. 31. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. A Atlas, o der sogenannte Proanthas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existierenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, u sein unteres Schlußstück, s seine Bogensteile, Ep Epistropheus, bei h mit den Seitenteilen des Atlas artikulierend, IS Intervertebralscheiben, Ob obere Bogen, Pb Dens (Processus odontoides), Ps Processus spinosi, Pl Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (R, R¹, R²) artikulierend, WK Wirbelkörper.

Genese in der Regel intra-vertebral länger ausgedehnt, geht aber nach vollendetem Wachstum zugrunde. In der Regel kommt es dann zu einer nach dem procölen Typus gebildeten Gelenkverbindung zwischen den einzelnen Wirbelkörpern, welche also kranialwärts ausgehöhlt sind, oder aber es bilden sich, aus dem intervertebralen Gewebe Bandscheiben heraus, wie z. B. bei Hatteria¹⁾ und bei Krokodilen²⁾.

Was den Zerfall der Wirbelsäule in einzelne Regionen, sowie das Auftreten von Fortsätzen anbelangt, so gilt dafür die für die Amphibien-Wirbelsäule aufgestellte Einteilung, doch besteht bei den Reptilien die Wirbelsäule nicht, wie dort, nur aus einem,

sondern immer aus mehreren Wirbeln; auch sind stets mindestens zwei Sakralwirbel mit kräftigen Querfortsätzen vorhanden. Ein

¹⁾ Eine Ausnahme machen die Geckotiden (Ascaloboten).

²⁾ Sehr variable, ja sogar individuell schwankende Verhältnisse zeigt die Wirbelsäule der Schildkröten; es können hier in einem und demselben Individuum procöle, amphicöle, opisthocöle, ja selbst bikonvexe Wirbel mit knorpeligen, von der Chorda durchsetzten Intervertebralscheiben in bunter Reihenfolge miteinander abwechseln.

gewöhnlich aus mehreren Stücken bestehender Atlas, der dem vierten Amphibienwirbel entspricht, und ein mit einem Zahnfortsatz (Dens) versehener Epistropheus, welcher letzterer den Amphibien gegenüber als eine neue Erwerbung erscheint, sind überall gut entwickelt (Fig. 31). Der Kopf erhält eine freiere Beweglichkeit, und die Wirbelsäule differenziert sich schärfer in die einzelnen Regionen. Bei Schlangen und Amphisbänen zerfällt sie nur in einen Rumpf- und in einen Schwanzabschnitt¹⁾.

Vögel.

Nicht nur in phylogenetischer, sondern auch in ontogenetischer Beziehung stimmt die Vogelwirbelsäule mit derjenigen der Reptilien überein. Hier wie dort geht die Chorda dorsalis in der Regel später gänzlich verloren, und überall prägt sich eine starke Verknöcherung aus. Ein bikonkaver Wirbelcharakter, wie er noch bei Archaeopteryx (s. Fig. 11) und bei dem aus der Kreide Amerikas stammenden Ichthyornis vorliegt, kommt bei erwachsenen recenten Vögeln nirgends mehr zur Beobachtung, wohl aber finden sich in der Ontogenese noch Andeutungen davon.

Wie bei Reptilien, so unterscheidet man auch bei Vögeln einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzteil. Wirbelkörper und Wirbelbogen sind stets aus einem Guß und nirgends mehr in der Art getrennt, wie es bei gewissen Reptilien der Fall ist. Dies gilt auch namentlich für den Atlas, in welchem sogar häufig das den Zahnfortsatz des Epistropheus (Dens) fixierende Querband verknöchern kann, so daß jener in einer Art von knöchernem Becher rotiert.

An der oft sehr langen und schlanken Halswirbelsäule, welche einer außerordentlichen Beweglichkeit fähig ist, stehen die Wirbelkörper durch Sattelformen miteinander in Verbindung. Ihre Querfortsätze, von welchen die obere Spange vom Bogen, die untere vom Körper entspringt, sind durchbohrt, und dementsprechend sind auch die proximalen Rippenenden gabelig geteilt. (Vergl. hiermit die Wirbelsäule der Krokodile, Fig. 31.)

In der Rumpfgegend sind die Wirbel untereinander zu einer nur wenig beweglichen, ja oft geradezu starren Masse verbunden, und zwischen ihnen liegen faserknorpelige, in ihrem Zentrum durchbohrte Bandscheiben.

Wie bei vielen Reptilien das Sacrum aus zwei Wirbeln besteht, so treten auch bei Vogelembryonen anfangs nur zwei Sakral-

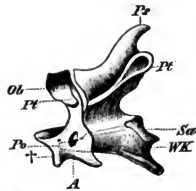


Fig. 32. Atlas und Epistropheus vom Grünspecht, A Unterer Atlasbogen, † Artikulationsstelle des letzteren mit dem Hinterhaupt, Ob oberer Atlasbogen, Po Dens (Processus odontoides), Pa Processus spinosus des Epistropheus, Pt, Pt Processus transversi, Sa sattelförmige Gelenkfläche, an der hinteren Zirkumferenz desselben, Wk Körper des Epistropheus.

¹⁾ Die größte, bis auf über 400 sich erstreckende Wirbelzahl findet sich bei Schlangen. Bei Amphisbänen und Seinkeln erhebt sie sich nicht über 140.

Wirbel mit dem Darmbein in Verbindung. In der weiteren Entwicklung werden aber immer mehr Wirbel, resp. Rippen, und zwar lumbale, thorakale und kaudale ins Sacrum einbezogen und verschmelzen miteinander. Während man jene beiden ersten als primäre oder echte Sakralwirbel betrachten kann (Fig. 33, *W*), sind letztere als sekundäre Erwerbungen aufzufassen. Die Gesamtzahl der Sakralwirbel kann bis auf 23 steigen.

Die Querfortsätze der beiden echten Sakralwirbel ossifizieren für sich, also nicht vom Wirbelbogen aus. Somit sind sie morphologisch als Rippen zu betrachten, so daß auch hier, so gut wie bei Amphibien und Reptilien, das Becken eigentlich von Rippen getragen wird.

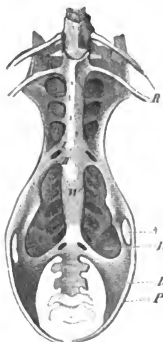


Fig. 33.

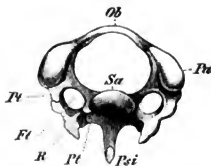


Fig. 34.

Fig. 33. Becken von *Strix bubo*. Ventralansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis, *R* letztes Rippenpaar, Gegend der primären Sakralwirbel. Nach vorne wie nach hinten von *W* liegen die sekundären Sakralwirbel.

Fig. 34. Dritter Halswirbel des Grünspechtes von vorne. *Ft* Foramen transversarium, *Ob* obere Bogen, *Pa* Processus articular., *Psi* dornartiger Fortsatz an der Unterfläche des Wirbels, *Pt*, *Pt* die beiden Spangen des Processus transversus, welche auf der einen Seite mit der Halsrippe *R* synostotisch zusammengelassen sind.

Der Kaudalteil zeigt bei den heutigen Vögeln stets einen mehr oder weniger rudimentären Charakter, ja die letzten Wirbel fließen zu einer sagittal stehenden und manchmal auch seitlich sich ausbreitenden Platte zusammen. Sie ist nach hinten zugespitzt und trägt die Steuerfedern; bis auf minimale Spuren der Quer- und Dornfortsätze sind alle Wirbelcharaktere verwischt (Pygostyl oder Urostyl). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur gewisse Ratiten, indem bei ihnen die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. Daß dieses Verhalten als das ursprüngliche gelten muß, wird, abgesehen von der Entwicklungsgeschichte, auch durch die *Archaeopteryx lithographica* bewiesen (Fig. 11)¹⁾.

¹⁾ Rechnet man auf das Pygostyl heutiger Vögel, ca. 6, auf das Beckenteil 7–8, auf den freien, abgegliedert bleibenden Schwanzteil etwa 5 Wirbel, so resultiert auch hier in embryonaler Zeit noch die stattliche Zahl von 18–19 freien Schwanzwirbeln. Erst der Assimilationsprozeß seitens des Beckens, sowie die Bildung des Pygostyls erzeugt dann jene große Kluft zwischen der Schwanzwirbelsäule der *Archaeopteryx* einer- und der recenten Vögel andererseits.

Säuger.

Bei den Säugern geht die Chorda dorsalis, welche hier länger intervertebral als intravertebral existiert, nach vollendetem Wachstum zugrunde, und es kommt zwischen den einzelnen Wirbeln zur Herausbildung faserknorpeliger Scheiben, welche im Zentrum, d. h. da, wo die Rückenseite in embryonaler Zeit eine Auftreibung zeigte, eine gallertige, pulpöse Masse erkennen lassen.

Eine ganz besondere Stellung nimmt der erste Halswirbel, der Atlas, ein, insofern sein Körper mit dem des zweiten, des Epistropheus (Axis), verschmilzt und dessen Zahnfortsatz (Processus odontoideus, s. Dens epistrophei) bildet. Der Atlas kann dabei ventral durch eine knöcherne Spange geschlossen bleiben, wie dies für die meisten Säugetiere gilt, oder befindet sich an der betreffenden Stelle nur ein fibröses Querband (manche Beuteltiere).

Auf Grund der oben geschilderten Beziehungen zwischen Atlas und Epistropheus bestehen sowohl zwischen den Körpern dieser beiden Wirbel als auch zwischen Atlas und Hinterhaupt wahre Gelenke, und dadurch unterscheidet sich diese Region in bemerkenswerter Weise von der ganzen übrigen Wirbelsäule.

Die ganze Wirbelsäule ist knorpelig präformiert, später aber entwickeln sich in den einzelnen Wirbeln, und zwar im Körper sowohl als in den beiden, erst später sich anlegenden Bogenhälften, sekundär auch in den Processus spinosi, transversi und articulares, Ossifikationspunkte, welche allmählich miteinander zusammenfließen, so daß der ausgebildete Wirbel aus einer einheitlichen kompakten Knochenmasse besteht. Besondere Ossifikationskerne an beiden Enden der Wirbelkörper („Epiphysenscheiben“) sind für Säuger charakteristisch.

Im allgemeinen erscheint die Differenzierung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei den übrigen Wirbeltierklassen, und auf Grund dieses Verhaltens sind auch die betreffenden Abschnitte in der Regel einer sehr verschiedenen Bewegung fähig. So ist z. B. der Halsteil ungleich beweglicher, als die Rumpfwirbelsäule, doch kann es andererseits gerade zwischen den Cervikalwirbeln auch wieder zu ausgedehnten Verwachsungen kommen (Cetaceen, Dasypus, Talpa u. a.)¹⁾.

Die Querfortsätze entspringen stets nur einwurzelig von der sogenannten Radix des Wirbelbogens, und auf der Ventralseite ihres distalen Endes sind sie zur Anlagerung des Rippenhöckers (Tuberculum costae) von Knorpel überzogen. An der Halswirbelsäule sind sie, ähnlich wie dies auch für die Vögel gilt, mit rudimentären Rippen zusammengefloßen, und dazwischen existieren Foramina transversaria. In dem so gebildeten Kanal verläuft die Arteria und Vena vertebralis.

Im Gebiet der Lumbal- und Sakralwirbelsäule, wo die Querfortsätze vom Körper der Wirbel entspringen, sind in denselben zugleich auch Rippenelemente enthalten, weshalb man sie besser als Seitenfortsätze bezeichnen würde.

¹⁾ Bei *Choloepus Hoffmanni*, sowie bei *Manatus* kommen nur sechs Halswirbel vor, ein bei Säugern einzig dastehendes Verhalten.

Es wird uns dies bei Besprechung der Rippen noch einmal beschäftigen, und für jetzt möchte ich nur betonen, daß bei den Säugern so gut wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln das Becken

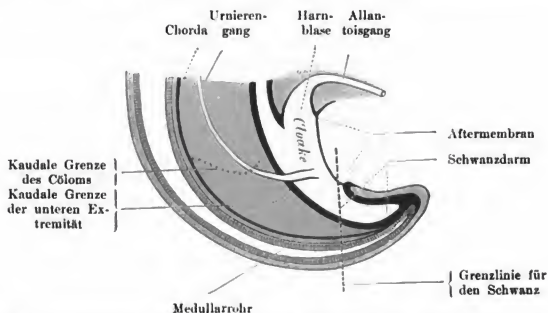


Fig. 35. Profilkonstruktion nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryos (4 mm größte Länge), nach F. Keibel.

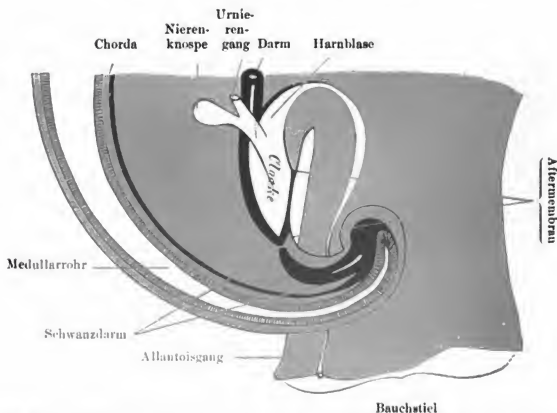


Fig. 36. Profilkonstruktion eines menschlichen Embryos von 8 mm Steißnacktenlänge, nach F. Keibel.

von Rippen, resp. von solchen plus Querfortsätzen getragen wird. Wie bei Reptilien und Vögeln, so sind auch bei Säugern in der Regel zwei primäre Sakralwirbel vorhanden, zu denen dann gewöhn-

lich noch einige Kaudalwirbel sekundär hinzutreten¹⁾. Anfangs, wie die übrigen Wirbel voneinander getrennt, fließen die Sakralwirbel später synostotisch zusammen, ohne daß jedoch die früheren Trennungsspuren ganz verloren gehen. Sie sind sowohl durch die Foramina sacralia, als durch quere, intervertebral gelagerte Knochenleisten angedeutet. Die Fortsatzbildungen sind am Sakralteil mehr oder weniger verwischt, jedoch unter Vergleichung mit der anstoßenden Lendenwirbelsäule immer mehr oder weniger leicht nachweisbar. Der erste Sakralwirbel erscheint bei Anthropoiden und vor allem beim Menschen vom Lendenteil wie abgeknickt, ein Verhalten, das beim Embryo und auch noch im ersten Kindesalter nur schwach ausgeprägt ist, später aber durch den aufrechten Gang, resp. durch Muskelzug und Druckverhältnisse sich immer mehr herausbildet. Die Folge davon ist, daß das unterste Ende der Lendenwirbelsäule ins Beckenlumen immer tiefer hereintritt und so einen Vorsprung bildet, den man als Promontorium bezeichnet.

Die Schwanzwirbelsäule, an welcher sich da und dort, wie z. B. bei Sirenen, Cetaceen, Känguruhs, gewissen langschwänzigen Affen u. a.; noch untere Bogen (Hämapophysen)²⁾ entwickeln, zeigt in ihrer Ausdehnung große Extreme. So kann ihre Wirbelzahl bis auf ca. 50 (*Manis macrura*) steigen, während sie sich bei Primaten, wie z. B. beim Menschen, sehr reduziert zeigt. Hier finden sich in maximo 5—6, ja bei Affen mitunter eine noch geringere Zahl (*Os coccygis*). Zu den Steißbeinwirbeln sind bei der Definition des Schwanzbegriffes auch noch die hinteren Sakralwirbel zu rechnen, da der ganze, kaudal von der Anheftungsstelle des Beckengürtels liegende Abschnitt der Wirbelsäule als Schwanz zu bezeichnen ist. Das *Os coccygis* stellt einen kurzen, stummelartigen Anhang dar, der, was speziell die menschlichen Verhältnisse anbelangt, beim Mann häufiger als beim Weib mit dem Sakralende synostotisch verschmelzen kann. Die einzelnen Wirbel sind, namentlich gegen das hintere Ende zu, äußerst rudimentär und stellen hier, aller Fortsätze entbehrend, nur noch Wirbelkörper dar. Im Gegensatz dazu zeigen sich die Schwanzwirbel derjenigen Säuger, die einen Greif- oder einen Ruderschwanz besitzen, vollkommener ausgebildet (neuweltliche Affen, Biber, Cetaceen usw.)³⁾.

Rückblick.

Den Vorläufer des Achsenskelettes bildet ein elastischer Längstrang, welcher epithelialen Ursprunges ist; dies ist die sogenannte Chorda dorsalis. Dieselbe umgibt sich mit zwei Hüllen, die man (weil zeitlich getrennt entstehend) als primäre und sekundäre Chordascheide bezeichnet. Das Schicksal der Rückensaite ist in der Reihe der Wirbeltiere ein sehr verschiedenes, je nachdem es sich um ein

¹⁾ Bei Cetaceen und Sirenen fehlt, entsprechend dem rudimentären Charakter des Beckens, ein Sacrum.

²⁾ Es muß dahingestellt bleiben, ob diese unteren Bogen den Hämapophysen der *Anamnia* homolog, oder ob sie als Neubildungen zu betrachten sind.

³⁾ Bei menschlichen Embryonen von 4—6 mm existiert noch ein richtiger, äußerlich deutlich sichtbarer Schwanz mit Segmenten, Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm. Diesem fetalen Schwanz gegenüber erscheint der dem Menschen dauernd eigentümliche innere Schwanz wesentlich rückgebildet (Fig. 35, 36).

Fortbestehen des ursprünglichen, gleichmäßig zylindrischen Stranges, oder nur um eine Wachstumsbeschränkung desselben durch die von der Umgebung einwuchernde Skelettsubstanz handelt. Infolge davon kann die Rückensaite früher oder später einer Rückbildung, bzw. einem völligen Schwund anheimfallen. Letzteres gilt im allgemeinen nur für die höheren Wirbeltiere, während die Chorda dorsalis in der Reihe der Fische und bei allen Dipnoern in solcher Ausdehnung persistieren kann, daß sie neben den verhältnismäßig nur gering entwickelten knorpeligen Teilen hinsichtlich der Festigung des Achsenskelettes noch weitaus die Hauptrolle spielt. Auch für gewisse Amphibien ist sie noch von Bedeutung, doch kommt es hier stets schon zu Einschnürungen.

Was die betreffenden Skelettelemente anbelangt, so treten bei niederen Formen zunächst nur sogen. obere und untere Bogen auf, welche ventral und dorsal von der Chorda dorsalis konfluieren. Dazu kommen dann bei fortschreitender Entwicklung Wirbelkörper und sogen. Interkalarstücke, welche die Chorda auch seitlich derart umwachsen, daß diese entweder intervertebral oder intravertebral eine Einschnürung erfährt. Aus den nicht verknorpelnden, bindegewebigen Partien gehen die Bandmassen (Ligamenta intervertebralia) hervor. Die oberen Bogen umgreifen das Rückenmark, die unteren können die Körperhöhle, oder auch die Aorta umschließen (Rippen- Basalstümpfe, Hämaphysen).

Als Kausalmoment für die Gliederung sind in phylogenetischer Hinsicht die Muskelwirkung und weiterhin die Bewegungsverhältnisse des Rumpfes im allgemeinen zu bezeichnen.

Während man an der Wirbelsäule der Fische nur einen Rumpf- und Schwanzteil unterscheiden kann, gliedert sich dieselbe von den Amphibien an in der Regel in einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzabschnitt.

Zugleich bilden sich allmählich Knorpelmassen und später Gelenkverbindungen zwischen den Wirbelkörpern heraus, und es kommt zwischen den einzelnen Bogen zur Bildung von Gelenkfortsätzen. Infolgedessen büßt die stetig reduzierte Chorda ihre frühere Bedeutung als Bindemittel zwischen den einzelnen Wirbeln mehr und mehr ein und spielt eine immer untergeordnetere Rolle.

Zu den eben erwähnten Processus articulares treten noch weitere, den Muskeln zum Ansatz und Ursprung dienende und auf sie genetisch zurückführbare Fortsätze, die Processus spinosi und transversi („Processus musculares“).

Nicht überall persistiert die gleichmäßige Gliederung der Wirbelsäule, sondern es kann an den verschiedensten Stellen, wie namentlich im Kaudal- und Sakralabschnitt bei Amphibien und Amnioten, zum Zusammenfluß einer größeren oder geringeren Zahl von Wirbeln kommen.

In Anpassung an die freier sich gestaltende Beweglichkeit des Kopfes unterliegen der, bzw. die vordersten Wirbel bestimmten Modifikationen. Bei den höheren Vertebralen werden diese beiden Halswirbel als Atlas und Epistrophus bezeichnet.

Während von den Reptilien an die Ossifikation der Wirbelsäule immer weiter fortschreitet und dadurch an Festigkeit gewinnt, begegnet man in wenigen Ausnahmefällen doch noch einem Verhalten der Chorda dorsalis, welches an die primitiven Zustände gewisser

Anamnia erinnert (Askalaboten), und ein ähnliches Verhalten zeigen auch fossile Vogelformen.

Bei den Säugetieren erscheint die Differenzierung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei den übrigen Wirbeltiergruppen, und infolgedessen sind auch die betreffenden Abschnitte in der Regel einer sehr verschiedenen Bewegung fähig. Wie bei Krokodilen und Vögeln, so kommt es auch bei Säugern zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zur Herausbildung faserknorpeliger Scheiben, und nur an zwei Stellen, nämlich zwischen Atlas und Epistrophus, sowie zwischen ersterem und dem Hinterhaupt differenzieren sich an den betreffenden Stellen wahre Gelenke. In den Seitenfortsätzen der Lumbal- und Sakralwirbel sind Rippenelemente enthalten, und solche verwachsen auch mit den Querfortsätzen der Halswirbelsäule.

2. Rippen (Costae).'

Ob die Rippen ursprünglich (phylogenetisch) als selbständige Hartgebilde in den Myocommata oder, was wahrscheinlicher ist, als Abgliederungen gewisser Wirbelfortsätze zu denken sind, läßt sich, wie es scheint, bis dato noch nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Jedenfalls bestehen zwischen ihnen und dem Achsenskelett die allerinnigsten Lagebeziehungen, mögen dieselben primärer Natur oder erst sekundär erworben sein.

In den Myosepten der großen Seitenmuskeln liegend, umgreifen die Rippen bei voller Entfaltung als schlanke, spangenartige Gebilde die Rumpfhöhle mehr oder weniger vollständig, oder sie stellen nur kurze, wenig gekrümmte oder auch ganz horizontale, zapfenartige Anhängsel der Wirbelsäule dar.

Eine große, über die ganze Länge der Wirbelsäule sich erstreckende Rippenzahl ist gegenüber einer, zumal bei den höheren Typen vorkommenden, geringeren Zahl im allgemeinen als das primitivere Verhalten zu bezeichnen. — Bei einer aufmerksameren Betrachtung wird man bald gewahr, daß zwischen den Rippen der verschiedenen Wirbeltiergruppen keine durchgängige Homologie besteht, daß also z. B. die Rippen gewisser Fische und der Dipnoër unter einen anderen morphologischen Gesichtspunkt fallen, als diejenigen der Amphibien und der Amnioten. Sehr wichtig für die Beurteilung dieser Verhältnisse sind die Lagebeziehungen der Rippen zu den Weichteilen (Muskulatur).

Fische und Dipnoër.

Bei Fischen kann man zwei Arten von Rippen unterscheiden: obere und untere, welch letztere auch Pleuralbögen genannt werden. Beide Rippenformen, in verschiedenen Höhen der transversalen Myosepten liegend, gehören zum unteren Bogensystem der Wirbelsäule und sind als abgegliederte Fortsätze der primitiven Basalstümpfe aufzufassen. Die Hauptfaktoren bei diesem Abgliederungsprozeß vom Achsenskelett spielen in erster Linie die Muskeln, dann aber auch Volumsänderungen des Cöloms und die verschiedensten Bewegungseinflüsse.

In der Schwanzregion, d. h. an der Grenze des Cöloms, fließen die unteren Rippen samt ihren Basalstümpfen zur Bildung der unteren Wirbelbogen (Hämalbogen) (vergl. das Kapitel über die Wirbelsäule) zusammen.

Die oberen Rippen, welche sich am Aufbau der Hämalbogen nicht beteiligen, werden gegen das hintere Rumpfende zu rudimentär, setzen sich aber gleichwohl noch als seitliche Anhänge der Hämalbogenbasen zwischen epaxionischer und hypaxionischer Muskulatur auf die Schwanzwirbelsäule fort. — Bei Dipnoërn und den meisten

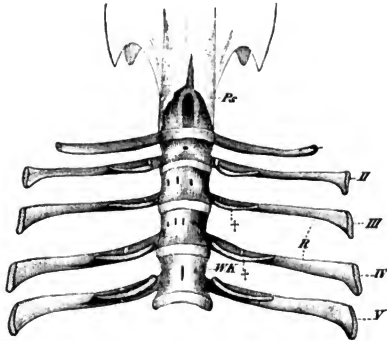


Fig. 37. Vorderende der Wirbelsäule von *Polypterus*, ventrale Ansicht. I—V erste bis fünfte dorsale Rippenpaare (im Sinne der Amphibienrippen zu deuten), †† ventrale, an der Unterfläche der Basalstümpfe liegende echte Rippchen, Ps Parasphenoid, WK Wirbelkörper.

Ganoiden finden sich einzig und allein untere Rippen, und sie sind allem Anschein nach phylogenetisch älter als die oberen.

Die oberen Rippen müssen erst später, d. h. nach Ausbildung des erst nachträglich entstandenen horizontalen Myoseptums, hinzugekommen sein [Crossopterygier, einige Teleostier¹⁾], so daß also auf jedes Rumpsegment zwei Rippenpaare entfielen.

Weiterhin aber kam es bei manchen Formen zu Rückbildungen der unteren Rippen, ein Prozeß, den wir bei Selachiern durchgeführt sehen. Hier sind also nur obere Rippen vorhanden.

Bei Amphioxus, den Cyklostomen, Chimären und manchen Rochen (*Rajidae*) existiert an der Stelle, wo man die Rippen erwarten sollte, ein basalwärts von der Chorda auswachsender und in die Leibeswand sich hineinerstreckender, fibröser Faser-

¹⁾ Die oberen Rippen der Teleostier sind so gut wie die unteren fast stets knorpelig präformiert, und schon diese Tatsache wiegt schwer genug, um einer Verwechslung mit den den Transversalsepten angehörigen Seitengräten vorzubeugen. Diese, sowie die schiefen Rücken- und Bauchgräten sind einfache Sehnenverknöcherungen, welche zuweilen eine beträchtliche Stärke erreichen können.

zug. In diesen Fällen kann man also noch nicht von eigentlichen Rippen reden, und auch bei den Squaliden, von welchen später noch die Rede sein wird, stellen die Rippen in der Regel nur kurze Spangen dar. Auch unter den Knochenfischen, sowie unter den Ganoiden gibt es rippenlose und solche Formen, bei welchen die Rippen einen rudimentären Charakter besitzen.

Amphibien.

Die Amphibienrippen entsprechen den oberen Fischrippen, und wie diese verbinden sie sich überall mit Basalstümpfen, oder doch wenigstens mit Resten von solchen. Diese Basalstümpfe sitzen, ganz wie bei den Fischen, ursprünglich (Menobranchius- und Salamander-Larven) der Ventralseite des Wirbels, bzw. der Chorda an und gehen am Schwanz ebenfalls in die Hämalbögen¹⁾

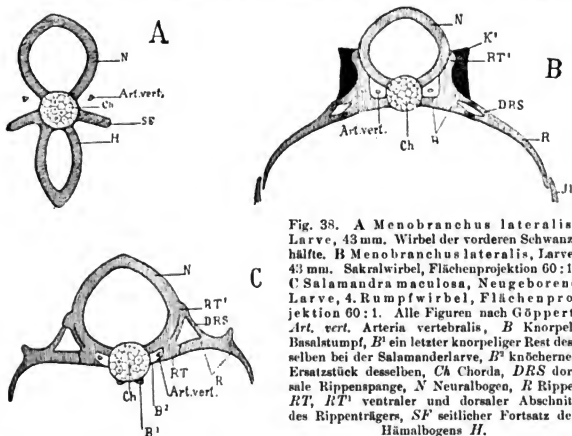


Fig. 38. A *Menobranchius lateralis*, Larve, 43 mm. Wirbel der vorderen Schwanzhälfte. B *Menobranchius lateralis*, Larve, 43 mm. Sakralwirbel, Flächenprojektion 60:1. C *Salamandra maculosa*, Neugeborene Larve, 4. Rumpfwirbel, Flächenprojektion 60:1. Alle Figuren nach Göppert. Art. vert. Arteria vertebralis, B Knorpel, Basalstumpf, B' ein letzter knorpeliger Rest desselben bei der Salamanderlarve, B' knöchernes Ersatzstück desselben, Ch Chorda, DRS dorsale Rippenspanne, N Neuralbogen, R Rippe, RT, RT' ventraler und dorsaler Abschnitt des Rippenträgers, SF seitlicher Fortsatz des Hämalbogens H.

über. Weiterhin kann es nun aber, und zwar im augenscheinlichen Zusammenhang mit einem schon bei Salamandrinen erfolgenden Hochstand des horizontalen Myoseptums, zu einer dorsal gerichteten Verlagerung der knorpeligen Basalstümpfe auf die Außenfläche der Neuralbögen kommen. (Gymnophionen, Anuren.) Bei den Urodelen bleibt der knorpelige Basalstumpf oder Rippenträger zunächst dem Wirbelkörper angeschlossen, entsendet aber sekundär einen zur Außenseite des Neuralbogens aufsteigenden und mit ihm sich verbindenden Fortsatz, welcher, stärker und stärker sich ent-

¹⁾ Die Hämalbögen der Amphibien scheinen, wie diejenigen der Schachier, denjenigen der Ganoiden und Dipnoer homolog zu sein, d. h. sie enthalten eine den unteren Rippen (Pleuralbögen) entsprechende Komponente.

wickelnd, zum Hauptträger der Rippe werden kann. Der proximale Teil des primitiven Basalstumpfes kommt dabei bis auf seltene Ausnahmen nicht mehr zur Entwicklung, und an seine Stelle tritt eine

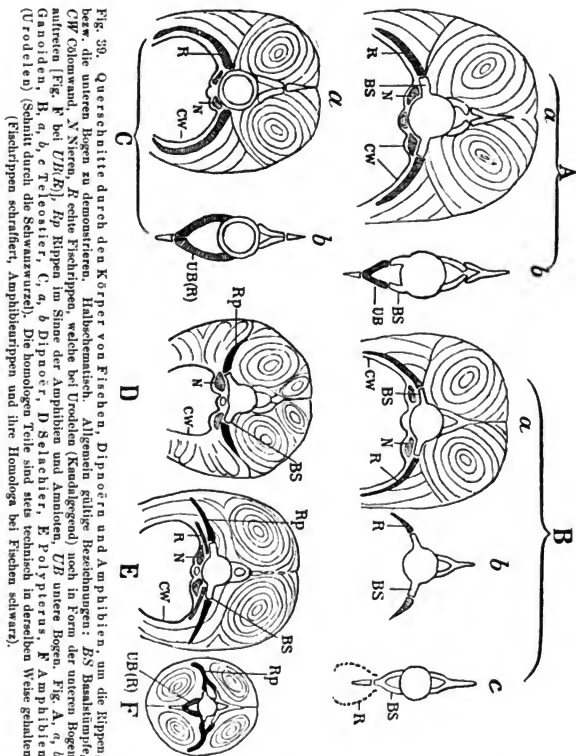


Fig. 30. Querschnitte durch den Körper von Fischen, Dipnoern und Amphibien, um die Rippen, bzw. die unteren Bogen zu demonstrieren. Halbschematisch. Allgemeine gültige Bezeichnungen: BS Basalstumpf, CW Colomwand, N Nieren, R echte Fischrippen, welche bei Urodelen (Kaudalggend) noch in Form der unteren Bogen auftreten (Fig. R bei *UB(R)*), Rp Rippen im Sinne der Amphibien und Amnioten, UB untere Bogen. Fig. A, a, b Ganoiden, B, a, b, c Teleostier, C, a, b Dipnoer, D Selachier, E Polypterus, F Amphibien (Urodelen) (Schnitt durch die Schwanzwurzel). Die homologen Teile sind stets technisch in derselben Weise gehalten (Fischrippen schraffiert, Amphibienrippen und ihre Homologa bei Fischen schwarz).

vom Wirbelkörper entspringende Knochenspange, die im allgemeinen keine knorpelige Anlage besitzt.

Abgesehen von dieser Umwandlung und Verlagerung des Basalstumpfes zeigen nun aber auch die Rippen selbst bei Urodelen und Gymnophionen eine Gabelung ihres proximalen

Endes in zwei Spangen, eine ventrale und eine dorsale. Die ventrale entspricht der ursprünglichen Rippenanlage, die dorsale ist eine sekundäre Bildung, die im Dienste einer ausgiebigeren Befestigung der Rippe steht, und deren sekundäre Bedeutung sich auch in der Verschiedenheit ihrer proximalen Verbindungsstelle äußert.

Die Amphibienrippen erreichen nie eine beträchtliche Ausdehnung; sie besitzen nur eine mäßige Krümmung, und von einer Umschließung des Rumpfes ist keine Rede. Bei Anuren stellen sie sogar nur ganz kurze, stummelartige, mit den Querfortsätzen häufig synstotisch verbundene Anhängsel dar; daß es sich dabei um Rückbildungen handelt, kann keinem Zweifel unterworfen sein. Eine Bifurkation ihres proximalen Endes besteht bei Anuren nicht.

In vielen Fällen sind die Urodelen-Rippen auf den Rumpf beschränkt, zuweilen aber finden sich noch ein oder mehrere Paare in der vorderen Kaudalgegend, wo es sich bereits um die allmähliche Entwicklung von Hämälbogen handelt.

Zum Schlusse sei noch der bei manchen Amphibien (*Menobanchus*, *Menopoma*, *Bombinator*) in den ventralen Myocommata sich entwickelnden knorpeligen Bauchrippen gedacht.

Reptilien.

Die Rippen der Amnioten sind, wie schon erwähnt, auf diejenigen der Amphibien zurückzuführen, wachsen aber ventralwärts weiter aus und umspannen als solide Skelettgebilde reifenartig die Leibeshöhle. Auch im Schwanzteil können noch Rippen auftreten.

Der dorsale (proximale) Abschnitt der Rippe kann von dem seitlichen und ventralen abgegliedert sein, und gerade die Homologie jenes proximalen Stückes mit der Urodelenrippe liegt klar zutage, wenn auch die ventralen Teile des Seitenrumpfmuskels bei den meisten Amnioten (Schlangen machen eine Ausnahme) noch mehr zurücktreten, als bei Urodelen. Immerhin sind aber auch hiervon, zumal in der Hals- und Lendengegend und namentlich in der Schwanzregion, nicht unbedeutende Reste erhalten. In der Regel fließt eine gewisse Anzahl von Rippen bauchwärts zu einem sogenannten **Brustbein (Sternum)** zusammen. Die hierbei direkt beteiligten Rippen werden als „wahre“ Rippen den übrigen als den „falschen“ Rippen gegenübergestellt.

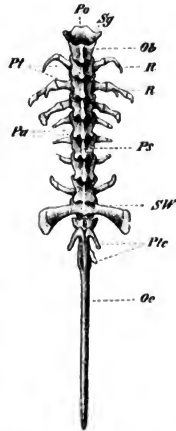


Fig. 40. Wirbelsäule von *Discoglossus pictus*. Ob oberer Bogen des ersten Wirbels, Pa Processus articularis, Po sein vorderer Fortsatz („Dens“), Pr Processus spinosi, Pt Processus transversus der Rumpfwirbelsäule. Pte Processus transversus der Kaudalwirbelsäule (Os coccygis, Oc), R Rippen, Sy die seitlichen Gelenkflächen des ersten Wirbels, SW Sakralwirbel.

Die geringste Differenzierung zeigen die Rippen der Schlangen, indem sie sich hier, ohne ein Brustbein zu bilden, in ziemlich gleichmäßiger Form und Größe vom dritten Halswirbel an, den ganzen Rumpf entlang, bis zum After erstrecken. Bei Lacertiliern, wo man ein dorsales, knöchernes, ungegabeltes, und ein ventrales, knorpeliges Stück unterscheiden kann, erreichen drei bis vier Rippen das Brustbein, bei Krokodilen zu acht bis neun.

Bei den Cheloniern fehlen Halsrippen, im Rumpfteil dagegen sind Rippen vorhanden und bilden durch ihre Verbreiterung die Kostalplatten des Rückenschildes. (Vergl. das Hautskelett.) Ihr proximales, ungegabeltes Ende entspringt zwischen je zwei Wirbeln am Zusammenstoß des Corpus und Arcus vertebrae.

Vögel.

Eine viel ausgesprochenere, offenbar mit dem Atmungsgeschäft in Verbindung stehende Gliederung in einen vertebralen und ster-

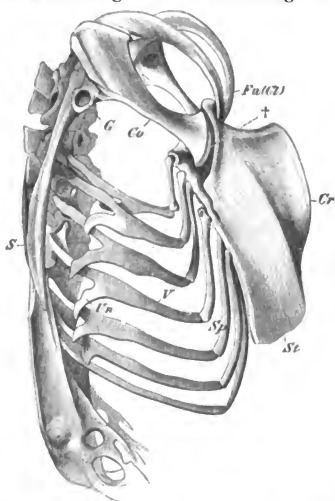


Fig. 97. Rumpfskelett eines Falken. Co Coracoid, welches mit dem Sternum (St) bei † gelenkig verbunden ist, Cr Crista sterni, Fu (Cl) Furcula (Clavicula), G Gelenkfläche der Scapula für den Humerus, S Scapula, Sp Sternalr Abschnitt der Rippen, Vn Processus uncinati, V vertebraler Abschnitt der Rippen.

nalen Abschnitt zeigen die Vogelrippen, an welchen sich außerdem noch sogen. Hakenfortsätze (Processus uncinati) entwickeln (Fig. 41). Diese greifen dachziegelartig auf die nächst hinteren Rippen über und bringen dadurch ein sehr festes Gefüge zustande. Die Festigkeit steigert sich noch durch die zuweilen große Breite der einzelnen Rippen, sowie durch die oben schon erwähnte (oft synostotische) Vereinigung der Dorsalwirbel und durch die später zu besprechenden Brustbein- und Schultergürtel-Verhältnisse. In den Processus uncinati, wie auch in manchen anderen Punkten, liegen verwandtschaftliche Beziehungen zu den Reptilien, wie z. B. zu Hatteria und den Krokodilen. Die das Sternum erreichende Zahl der Rippen schwankt zwischen zwei (*Dinornis elephantopus*) und neun (*Cygnus*). Bezüglich der Sakralrippen verweise ich auf die Wirbelsäule¹⁾.

¹⁾ Die Rippen der *Archaeopteryx* waren noch schlank, rundlich, ähnlich wie bei Eidechsen. Das dünne Sternum zeigt die dachförmige Zuschärfung noch stärker ausgeprägt, als irgend ein recenter Carinate.

Säugetiere.

Bei Säugetieren verwachsen die Halsrippen in der Regel vollständig mit den Wirbeln unter Bildung eines Foramen transversarium; die letzte Halsrippe kann in guter Ausbildung frei und gelenkig mit dem zugehörigen Wirbel verbunden sein. Die Zahl der mit knorpeligen oder seltener mit knöchernen Endstücken das Sternum erreichenden Rippen ist eine sehr schwankende¹⁾. Das Sternum kann, wie dies bei den Reptilien bereits erwähnt wurde, von den Rippen direkt (Costae verae) oder indirekt (Costae spuriae) unter Bildung eines sog. Rippenbogens erreicht werden. Kommt es nicht mehr zu letzterer Bildung, und stecken die betreffenden Rippen einfach in den fleischigen Bauchdecken, so spricht man von Costae fluctuantes. Bei Cetaceen sind die letzten Rippen ohne jegliche Verbindung mit der Wirbelsäule.

Die Costae verae und spuriae besitzen in der Regel ein Capitulum, ein Collum, ein Tuberculum und ein Corpus (vergl. Fig. 42).

Das Capitulum artikuliert in der Gegend der Intervertebralscheiben mit je zwei Wirbelkörpern, oder es kommt auch nur zur Verbindung mit einem Wirbelkörper. Die Tubercula artikulieren mit der überknorpelten Ventralfläche der Querfortsätze, die ihnen gewissermaßen als Strebepfeiler dienen. Bei den fluktuierenden Rippen sind alle diese Verhältnisse mehr oder weniger verwischt; dabei sind sie viel kürzer und besitzen einen durchaus rudimentären Charakter.

Die Gesamtzahl der eigentlichen Rippen (Costae thoracales) schwankt zwischen 9 (Hyperoodon) und 24 (Choloepus), beträgt aber meist 13.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß sich auch im Bereich der Lenden- und Kreuzbeinwirbel der Säugetiere Rippen anlegen, die aber später mit der vorderen Zirkumferenz der Seitenfortsätze verwachsen. Dies ist speziell für den Menschen nachgewiesen, und es läßt sich hier aufs deutlichste eine im Laufe der Phylogenie erfolgende Reduktion von Rippen nicht nur am unteren, sondern auch am oberen Thorax-Ende nachweisen. Dies erhellt aber nicht allein aus der Entwicklungsgeschichte, sondern auch aus dem rudimentären Charakter der in jenen Grenzzonen liegenden Rippen, sowie endlich aus dem hier und da zu beobachtenden Auftreten „überzähliger“ Rippen, die im Sinne eines Rückschlages zu deuten sind.

Man kann bei den Säugetieren zwei Typen von Thoraxformen, einen primitiven und einen sekundären, unterscheiden. Der erstere findet sich viel verbreiteter als der letztere, ja, er erstreckt sich auf weitaus die größte Zahl der Säugetiere und betrifft auch noch die

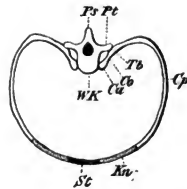


Fig. 42. Rippenring des Menschen. Ca Capitulum, Co Collum, Cp Corpus costae, Ka Rippenknorpel, Pt, Ps Processus transversus und spinosus vertebrae, St Sternum, T Tuberculum costae, WK Wirbelkörper.

¹⁾ Bei *Manatus* erreichen nur 2, oder höchstens 3 Rippen das Sternum, bei *Ateles* und *Cebus* 10.

niedrigstehenden Affen. Bei jenem primitiven Typus handelt es sich um eine langgestreckte Thoraxform, bei welcher der dorso-ventrale Durchmesser den transversellen weit überwiegt, so daß der Brustkorb kielartig erscheint. Der zweite Typus findet sich bei den Anthropoiden und beim Menschen. Hier hat der dorso-ventrale Durchmesser im Vergleich zum transversellen bedeutend an Größe abgenommen; der breite Thorax erhält dadurch eine Faßform, welche oft sogar einen von vorn nach hinten platt gedrückten Körper darstellt. Dieser sekundäre Thoraxtypus hat den primären ontogenetisch und phylogenetisch zum Vorgänger.

3. Sternum (Brustbein).

Bei **Fischen** existiert kein Sternum. Zum erstenmal tritt es, und zwar in seiner primitivsten Form, bei **Amphibien** als eine kleine, in der Medianlinie der Brust gelegene, verschieden gestaltete Knorpelplatte auf, welche sich bei Urodelen und Anuren ursprünglich paarig anlegt, später aber mit ihrem Gegenstück zusammenwächst und genetisch auf ein verknorpelndes Myocomma im Bereich des medialen Randes von *M. rectus abdominis* (Linea alba) zurückzuführen ist. Ebendenselben Ursprung nimmt auch jenes Skelettstück, welches in der ventralen Mittellinie bei Anuren (Raniden) von jener Stelle aus oralwärts sich erstreckt, wo die beiden medialen Enden der Claviculae zusammenstoßen (Fig. 43, D, Os, Os). Ich meine das sogenannte **Omosternum**.

Mit dem sternalen Knorpelplättchen treten die medialen Coracoidränder derart in Verbindung, daß sie jederseits in einen Falz desselben aufgenommen und durch Bindegewebe locker darin befestigt werden. Dies gilt für die meisten Urodelen und für gewisse Anuren, wie z. B. für die Unke, die Geburtshelferkröte, Pipa und Discoglossus. Bei *Rana* dagegen, wo es zu einer viel festeren Verbindung der beiden Schultergürtelhälften in der ventralen Mittellinie kommt, erscheint die betr. Knorpelplatte mit ihrer weitaus größten Masse nach rückwärts von den zusammenstoßenden Coracoidplatten und nur zum kleinsten Teil zwischen diesen beiden gelagert. Von einer Falzbildung mit eingelassenen Coracoidrändern ist also hier keine Rede, da es sich um kein Überinanderschieben derselben handelt (Fig. 43 A—D). Aus den betreffenden Figuren sind auch die formellen Verhältnisse, auf die ich hier nicht weiter eingehen will, deutlich zu erkennen.

Was nun das Sternum der **Amnioten** anbelangt, so ist es, wie dies für den Schultergürtel gilt, nach seiner formellen Ausbildung zum großen Teil abhängig von der Funktionsweise der oberen Extremität. Es entsteht in der Art, daß jederseits von der ventralen Mittellinie eine Anzahl von Rippen zu einem Knorpelstreifen („Sternalleiste“) zusammenfließen. Indem sich beide Streifen medianwärts bis zur vollständigen Vereinigung entgegenwachsen, bildet sich schließlich eine unpaare, knorpelige Sternalplatte, von der sich die betreffenden Rippen, unter Bildung von Gelenken, sekundär abgliedern. Weiterhin kommt es dann zur Abscheidung von Kalksalzen (Reptilien) oder zur Bildung von wirklicher Knochensubstanz (Vögel, Säuger).

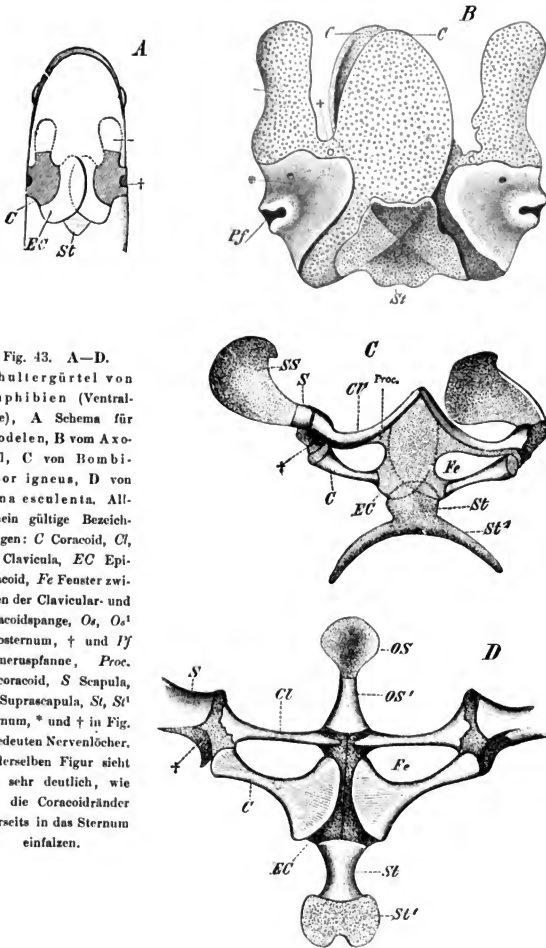


Fig. 43. A—D.
 Schultergürtel von
 Amphibien (Ventral-
 seite), A Schema für
 Urodelen, B vom Axo-
 lotl, C von Rombi-
 nator igneus, D von
 Rana esculenta. All-
 gemein gültige Bezeich-
 nungen: C Coracoid, Cl,
 Cl' Clavicula, EC Epi-
 coracoid, Fe Fenster zwi-
 schen der Clavicula- und
 Coracoidschlinge, Os, Os'
 Omosternum, † und ‡
 Humeruspfanne, Proc.
 Procoracoid, S Scapula,
 SS Suprascapula, St, St'
 Sternum, * und † in Fig.
 B bedeuten Nervenlöcher.
 In derselben Figur sieht
 man sehr deutlich, wie
 sich die Coracoidränder
 jederseits in das Sternum
 einfallen.

Dieselben Lagebeziehungen, wie wir sie oben für das Sternum- und den Schultergürtel der Amphibien konstatieren konnten, existieren nun auch bei Reptilien¹⁾ und Vögeln, ja sogar noch bei den niedersten Säugetieren (Monotremen). Überall treten hier (Fig. 22, 41, 45) die Coracoide mit dem oberen oder dem seitlichen Rande der Brustbeinplatte in direkte Verbindung.

Eine mächtige, auf das Fluggeschäft berechnete Entfaltung gewinnt das (häufig gefensterter) Sternum bei den Vögeln, wo es eine breite und bei der weitaus größten Zahl mit einem scharfen Kamm (Crista s. Carina sterni) — Ursprungsleiste für die Flugmuskulatur²⁾ — versehene, die ventrale Rumpfwand bedeutend festigende Platte darstellt („Aves carinatae“) Fig. 41. Im Gegensatz dazu stehen die in der Regel durch ein breites, schwach oder stark gewölbtes, schildartiges Sternum charakterisierten Laufvögel, die Ratiten.

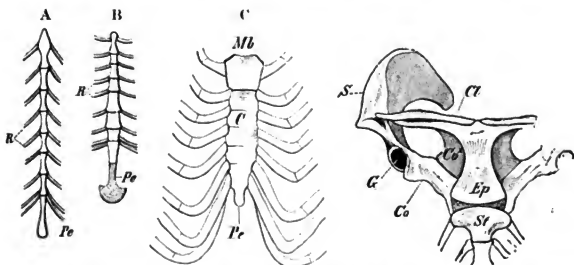


Fig. 44. A Brustbein vom Fuchs; B vom Walroß, C vom Menschen. C Corpus sterni, Mb Manubrium sterni, Pe Processus ensiformis sterni, R, R Rippen.

Fig. 45. Schultergürtel von *Ornithorhynchus paradoxus*. Cl Clavicula, Co Coracoid, Co¹ Epicoracoid, Ep „Episternum“ (Prosternum), G Gelenkpfanne für den Humerus, S Scapula, St Sternum.

Am Aufbau des Säugerbrustbeins beteiligt sich gewöhnlich eine viel größere Anzahl von Rippen als bei Reptilien und Vögeln. In einer gewissen Embryonalperiode, aus einer einheitlichen Knorpelplatte bestehend, gliedert es sich später in einzelne Knochenterritorien, deren Zahl den sich ansetzenden Rippen entsprechen kann. In anderen Fällen aber, wie z. B. bei Primaten, fließen die einzelnen Knochenbezirke (kaudalwärts beginnend) zu einer langen Platte (Corpus sterni) zusammen, während sich das proximale Ende zum sogenannten Handgriff und das distale zum Schwertfortsatz (Manubrium und Processus ensiformis) differenzieren. Eine besondere Berücksichtigung verdient die Entwicklung des kranialen Abschnittes des Sternums. Der Hauptteil des Manubrium sterni der Säugetiere wird durch die mediane Vereinigung des 1., 2. und eventuell

¹⁾ Den Cheloniern ist ein Sternum spurlos verloren gegangen.

²⁾ Ein solcher Kamm existiert auch am Brustbein der Pterosaurier und Fledermäuse (funktionelle Anpassung).

3. Rippenpaares geliefert. Der kranialwärts sich erstreckende, genetisch auf Halsrippen zurückzuführende Abschnitt des Manubrium verbindet sich innig mit einer Gruppe von Skeletteilen, die aus der Clavicular-Anlage hervorgehen, und die vielleicht z. T. von dem dermalen Episternum niederer Form hergeleitet werden können (Meniscus, Ossa suprasternalia. Vergl. das Episternum).

Rückblick.

Die in nächstem Konnex mit dem Achsenskelett entstehenden, d. h. von ihm sich abgliedernden Rippen umfassen als metamer geordnete Knorpel- oder Knochenspangen die Rumpfhöhle in größerem oder geringerem Umfang und können sich auch auf den Schwanz fortsetzen. Zwischen den Rippen der verschiedenen Wirbeltiergruppen besteht keine durchgängige Homologie, was ihre verschiedene Lagebeziehung zu dem Seitenrumpfmuskel beweist.

Bei Fischen unterscheidet man obere und untere Rippen, von welchen die letzteren („Pleuralbögen“) phylogenetisch älter sind, als die ersteren, doch gibt es auch rippenlose Fische, sowie solche, bei denen die Rippen in der Rückbildung begriffen sind. Bei Dipnoern und den meisten Ganoiden gibt es nur untere Rippen. Diese setzen sich auf die Amphibien nur da und dort noch fort, und zwar in Form von sogenannten Basalstümpfen, welche im Schwanzteil, wie bei Fischen, zu Hämalbögen zusammenschließen, oder aber eine Lageveränderung eingehen, derart, daß sie, mit den Neuralbögen in Kontakt kommend, einen Fortsatz aussenden und so zum Hauptträger der Rippe werden. So zeigen also hier die unteren Rippen der Fische die weitgehendsten Reduktionen, während die oberen Fischrippen durch die Rippen der Amphibien und Amnioten fortgesetzt erscheinen.

Bei den recenten Amphibien, und hier am meisten bei den schwanzlosen, sind die Rippen rückgebildet, so daß sie das Sternum nicht erreichen. Dies ist nun bei Amnioten, wo bei verschiedenen Gruppen eine verschieden große Zahl von Rippen jene Verbindung eingeht, stets der Fall, während andere Rippen frei in den Bauchdecken endigen. („wahre“ und „falsche“ Rippen im Sinne der menschlichen Anatomie).

Die Rippen der Sauropsiden können sich in mehrere Abschnitte gliedern und Hackenfortsätze bilden.

Ursprünglich der ganzen Wirbelsäule entlang entwickelt und frei abgegliedert, können die Rippen an manchen Körperstellen Rückbildungen erleiden, bezw. mit den Wirbeln synostotisch sich vereinigen (Hals-, Lenden-, Sakralgegend).

Unter Sternalbildungen versteht man Skelettkomplexe, welche in die ventrale Rumpfwand eingebettet sind und hier, mit Rippen oder auch mit dem Schultergürtel in Verbindung stehend, für die Körperdecken eine wichtige Stützfunktion übernehmen. Man unterscheidet dabei dermale, d. h. dem Hautskelett, sowie knorpelige, dem inneren Skelett angehörige Apparate. Erstere, schon bei gewissen Fischen (Ganoiden) vorgebildet, setzen sich auf fossile Amphibien, sowie auf einen großen Teil der Reptilien (fossile und recente Saurier) fort. Man bezeichnet sie als Episternalapparat. Ob die Skelettelemente, die man auch bei Säugern mit jenem Namen belegt hat, ebenfalls

zum Teil noch in diese Kategorie gehören, oder ob es sich um neue, sekundäre Erwerbungen handelt, steht noch dahin.

Das knorpelig präformierte Sternum entsteht entweder in Form von zwei konfluierenden Myocommata, d. h. selbständig in der Linea alba, oder es bildet sich durch Zusammenfluß der sogenannten Sternalleisten (Kostaler Ursprung). Ein knorpeliges Sternum tritt erst von den Amphibien an auf, und steht hier, wie dies auch für die Sauropsiden und die Monotremen noch gilt, mit den Coracoiden in Verbindung.

Von den Marsupialiern an wird diese Verbindung aufgegeben und bei den höheren Säugetiergruppen gliedert sich das Sternum in ein Manubrium, in ein Corpus und in einen Processus xiphoideus.

4. Das Kopfskelett.

Hinsichtlich der ersten Entstehung des Kopfskelettes, eines der wichtigsten Probleme auf dem Gebiet der Wirbeltieranatomie, ist zunächst die Frage aufzuwerfen: ist der Kopf eine Bildung *sui generis*, d. h. ein dem übrigen Körper fremd gegenüberstehendes Gebilde, oder handelt es sich dabei nur um eine Modifikation, bezw. um eine weitere Fortbildung von Einrichtungen, welche auch am Rumpfe bestehen?

Bevor hierauf eine Antwort erteilt werden kann, erscheint es von Interesse, zunächst einen kurzen historischen Rückblick zu eröffnen und zu zeigen, wie sich die Wissenschaft früher zu jenen Fragen gestellt hat.

Bis über die Mitte des vorigen Jahrhunderts hinaus war die Goethe-Oken'sche Theorie, nach welcher das Kopfskelett der Vertebraten aus einer Summe von Wirbeln („Schädelwirbel“) mit allen ihren Adnexa bestehen sollte, die herrschende. Diese Lehre, welche also in dem Satze gipfelte: Der Schädel ist eine „fortgebildete Wirbelsäule“ hatte viel Bestechendes, und ein unendliches Material wurde zu ihrer Stütze zusammengetragen; ja, dieselbe schien auch zu einer Zeit, als die Morphologie auf Grund zahlreicher entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Erfahrungen bereits beträchtliche Fortschritte gemacht hatte, und neue, weitere Gesichtspunkte gewonnen worden waren, eine gewisse Berechtigung zu besitzen und das Feld noch behaupten zu können.

Man argumentierte folgendermaßen: Wie bei der Wirbelsäule, so lassen sich auch am Schädel sowohl onto- als phylogenetisch zwei Stadien unterscheiden, nämlich ein knorpeliges und ein knöchernes Stadium, und da sich, wie man später erkannte, die Chorda dorsalis auch noch eine gewisse Strecke in die Schädelbasis hineinerstreckt, so lag eine weitere Übereinstimmung zwischen Schädel und Wirbelsäule zutage.

Als drittes kam noch hinzu, daß die das Gehirn bergende Schädelhöhle per se schon als Fortsetzung des Neuralrohres aufgefaßt werden konnte.

Als Kardinalpunkt der ganzen Lehre galt nun fernerhin die möglichst exakte Klarlegung der beim Schädelaufbau in Betracht kommenden Skeletteile, und man ahnte lange Zeit gar nicht, daß man sich bei dem Bestreben, auf diesem Wege in die Urgeschichte

des Wirbeltierkopfes einzudringen, auf ganz falschen Bahnen bewegte, d. h. daß man die letzte Errungenschaft des Kopfes — denn eine solche ist das Skelett desselben — in den Vordergrund der Untersuchung rückte.

Wenn man nun aber auch im Laufe der Zeit einsehen lernte, daß es sich bei keinem recenten Vertebratenkopfe, abgesehen von der *Regio occipitalis*, um eine wenigstens da und dort noch spurweise auftretende Gliederung in Knorpelstücke handelt, so erschien doch die Frage noch als eine offene, ob eine solche Gliederung phylogenetisch nicht doch bestanden haben, und ob dieselbe nicht erst nachträglich unter dem Einfluß tiefgreifender physiologischer und morphologischer Veränderungen aufgegeben worden sein könnte? Die ursprüngliche Metamerie, d. h. eine Gliederung des Mesoderms in Somiten mag ja eine derartige oder ähnliche gewesen sein, wie wir sie heute noch bei *Amphioxus* antreffen, allein man darf dabei nicht vergessen, daß von hier aus an einen direkten Anschluß an die Cranioten nicht gedacht werden kann, und daß ganze Reihen von Zwischenformen verloren gegangen sein müssen. So sind eben nur noch Reste des primitiven Zustandes erhalten geblieben, die sich, wie bereits erwähnt, mehr oder weniger deutlich ontogenetisch, beziehungsweise durch den Verlauf und die Anordnung der Ganglien, Nerven, Kiemenbogen und Myomeren nachweisen lassen. Eines steht aber trotzdem unverrückbar fest, nämlich das, daß dem Bauplan des Wirbeltierkopfes¹⁾ wie demjenigen des Rumpfes, ein metamerer, segmentaler Charakter zugrunde liegt; allein wenn auch über die Zahl der Segmente oder Somiten bis dato noch kein sicheres Urteil möglich ist, so werden doch folgende Ausführungen von der Wahrheit nicht weit entfernt bleiben.

Vor allem ist wohl zu beachten, daß der metamere Charakter in der metotischen Gegend²⁾ viel typischer und reiner erhalten zu sein pflegt, als im Bereich des Vorderkopfes, wo es unter dem Einfluß des Gehör-, Seh- und Riechorgans, des Gehirnes und der Muskulatur des Mundes zu Reduktionen, zum Ausfall, zu Verschiebungen, Verschmelzungen von Somiten und zu Neubildungen, kurz zu Verwischungen der primitiven Verhältnisse kam. Nur die vorderen Myotome erhielten sich, wechselten ihre Funktion und wurden zu Muskeln eines neuen Organes, des Auges (vergl. die Hirnnerven). Andere Muskeln, viszeraler Natur, transformierten sich bei der Umwandlung vorderer Branchialbögen in Kieferbögen, in Mund- und Kiefermuskeln, während wieder andere Muskeln durch die Entwicklung einer starren, das Gehirn schützenden umgebenden Skelettmasse in Wegfall gerieten oder abortiv wurden.

1) Der occipitale Schädelabschnitt (*Pars metotica cranii*), dessen Ausdehnung sich mit derjenigen der basalwärts verlaufenden *Chorda dorsalis* deckt, wurde früher als *chordaler* Schädelabschnitt dem vorderen als dem prächordalen gegenübergestellt. Man hat dafür die Bezeichnungen *spinal* und *präspinal* in Vorschlag gebracht. Andere sprechen von *Neocranium* und *Paläocranium*.

2) Wie viele Somiten für die vordere, prototische Region in Betracht kommen, ist noch nicht sicher zu bestimmen, doch dürfte ihre Zahl hinter derjenigen der metotischen nur wenig zurückbleiben.

Was den occipitalen Schädelabschnitt anbelangt, so erscheint er, wie oben schon angedeutet wurde, da und dort heute noch im Fluß begriffen. Sein schwankendes, sozusagen noch unfertiges Verhalten spricht sich u. a. auch im Verhalten der hinter dem Vagusloch liegenden occipitalen, resp. der spino-occipitalen und occipito-spinalen Nerven, sowie des N. accessorius aus. Wie in einem späteren Kapitel gezeigt werden wird, handelt es sich hier seitens des Cranium um eine Assimilation von Spinalnerven, und andererseits findet an derselben Stelle ein allmähliches Übergreifen von Kopfnerven auf das Rückenmark statt (vergl. den N. accessorius). Kurz, jene Region zwischen Kopf und Rumpf ist hinsichtlich ihres Verhaltens zur Nachbarschaft eine sehr wechselnde und vielfachen Umgestaltungen unterworfen.

Der das Gehirn umschließende dorsale Schädelabschnitt wird als **Hirnschädel** oder als **Cranium cerebrale** (Neurocranium, Gaupp) bezeichnet. An der Ventralseite derselben liegt bei den Cranioten in serialer Anordnung ein knorpeliges oder knöchernes Bogensystem, welches den Anfang des Vorderarmes reifenartig umspannt und welches als **Cranium viscerale** (Splanchnocranium, Gaupp) dem **Cranium cerebrale** gegenübergestellt wird. Es steht in wichtigen Beziehungen zur Kiemenatmung, insofern je zwei Bogen eine vom Entoderm des Vorderarmes her durchbrechende und auf den Durchtritt des Wassers berechnete Öffnung („Kiemenloch“) umrahmen. Der vorderste Visceralbogen begrenzt den Mundeingang und wird so, eine feste Stütze für letzteren bildend, zum **Kiefer-skelett** und weiterhin, bei den höchsten Typen, zur Grundlage des **Gesichtsskeletts**. Die weiter nach hinten liegenden Bogen dienen als Kiementräger, doch ist die Annahme erlaubt, daß auch die Kieferbogen ursprünglich als Kiementräger fungierten.

Bevor es zur Anlage des knorpeligen, bzw. des knöchernen Skelettes kommt, bildet ein weiches mesodermales Bildungsgewebe um das Gehirn eine Hülle, in welcher bereits die einzelnen Nervenanlagen deutlich zu unterscheiden sind. Dasselbe gilt für die ebenfalls schon sehr früh sich anlegenden Hör-, Seh- und Riechorgane, welche, wie später des weiteren gezeigt werden soll, im Laufe der Entwicklung in buchtigen Hohlräumen („Sinnesbuchten“, bzw. „Sinneskapseln“) des Kopfes eingelagert und so für die Begrenzung der Schädelhöhle, sowie für die ganze Konfiguration der sekundär um sie herum sich bildenden Skelettmassen von der einschneidendsten Bedeutung werden (Regio occipitalis, otica, orbito-temporalis und ethmoidalis cranii¹⁾).

a) Neurocranium.

Das Primordialcranium s. Chondrocranium zeigt eine diskontinuierliche Anlage. Sie besteht aus einem hinteren und einem

¹⁾ Der Anteil, welchen z. B. die Ohrkapseln, d. h. die das sogen. Labyrinth bergenden Teile des Primordialcraniums, an der Begrenzung der Schädelhöhle nehmen, ist ein verschiedenes, und zwar ist derselbe bei niederen Vertebraten bedeutender als bei den höheren. Er tritt zurück in dem Maße, als das Größenverhältnis der Ohrkapsel zum gesamten Neurocranium sich zugunsten des letzteren verschiebt. Dies beruht einerseits auf einer Volum-Zunahme des Gehirns und andererseits auf einer Volum-Abnahme des Labyrinthes (S. später).

vorderen knorpeligen Abschnitt, nämlich aus den die Chorda dorsalis zwischen sich fassenden Parachordalia und den Schädelbalken (*Trabeculae cranii*).

Beide können getrennt voneinander entstehen, oder sie sind ab origine miteinander verbunden (Fig. 46).

Die Parachordalia fließen ventral- und dorsalwärts von der Chorda dorsalis zu einer formell sehr verschiedenen Basalplatte zusammen, doch kann zwischen ihnen eine Lücke (*Fenestra basicranialis posterior*) ausgespart werden.

An dem Parachordalelement jeder Seite lassen sich wieder ein vorderer und ein hinterer Abschnitt (*Pars otica* und *Pars occipitalis*) unterscheiden. Die *Pars occipitalis* kann, worauf früher schon hingewiesen wurde, durch die austretenden Nerven und die Myomeren eine Gliederung zeigen. An der vorderen Grenze der *Pars occipitalis* liegt der Vagus. Auch die *Pars otica* kann noch einmal in weitere Abschnitte zerfallen.

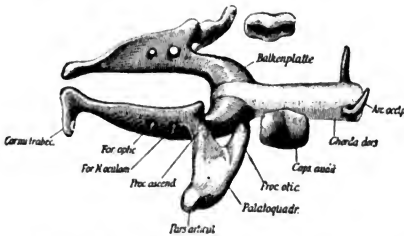


Fig. 46. Primordiales Neurocranium und Palatoquadratum eines 9 mm langen *Siredon pisciformis*. Von links und etwas von oben gesehen. Vergr. ca. 35 mal (nach einem Plattenmodell von Ph. Stöhr, unter Zugrundelegung der von Fr. Ziegler-Freiburg hergestellten Kopie des Originalmodells).

Lateral von der *Pars otica*, zwischen *Trigeminus* und *Vagus*, liegt die Ohrblase, welche von der meist selbständig verknorpelnden Ohrkapsel umhüllt wird. Diese zeigt mit dem Parachordale mannigfache sekundäre Verbindungen und kann durch letzteres ergänzt werden. Die zwischen Parachordale und Ohrkapsel befindliche Lücke wird bei Amphibien und Amnioten zur *Fenestra ovalis* des Gehörorganes. Bei Teleostiern schließt sie sich.

Zwischen den Trabekeln liegt die *Fenestra basicranialis anterior*, durch deren hintere Abteilung der Hypophysengang tritt (Fig. 49).

Je nach dem fernerem Verhalten der Trabekeln, d. h. je nachdem sie voneinander getrennt bleiben, oder unter dem Einfluß der *Bulbi oculi* medianwärts zusammenrücken, unterscheidet man in der Wirbeltierreihe plattbasische (*platybasische*) oder kielbasische (*tropibasische*) Schädel. Bei der erstgenannten Gruppe (viele *Selachier*, *Dipnoer* und alle *Amphibien*) reicht das Gehirn interorbital bis nach vorne an die *Regio ethmoidalis* (Fig. 48),

Bei weitaus der Mehrzahl der Wirbeltiere spielt nun aber der knorpelige Primordialschädel während des Embryonallebens nur eine provisorische, transitorische Rolle. Seine definitive Bedeutung tritt um so mehr zurück, je höher wir in der Wirbeltierreihe emporsteigen. Er beschränkt sich in seiner Anlage hauptsächlich auf die Schädelbasis, die Occipitalregion und auf die Sinneskapseln.

Die Deckknochen oder Belegknochen (Allostosen s. Ossa investientia) bilden sich ursprünglich entfernt vom knor-

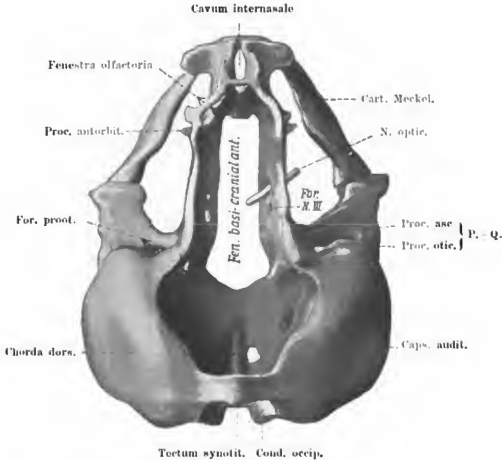


Fig. 48. Primordiales Neurocranium und Kieferbogen einer 2 cm langen Larve von *Triton taeniatus*. Typus eines platybasischen Primordialcranium. Nach einem Originalplattenmodell von E. Gaupp. Das Modell ist bei 50 facher Vergrößerung hergestellt, die Abbildung auf die Hälfte verkleinert, gibt somit die wirklichen Verhältnisse in 25 facher Vergr. wieder.

(Die Lücke in der Basalplatte neben der Chorda dorsalis zeigt den beginnenden Verfall der Basalplatte an.)

peligen Primordialcranium und stehen dadurch im Gegensatz zu jenen knöchernen Elementen des Schädels, welche als direkte Auflagerungen des Chondrocranium, d. h. in engsten Lagebeziehungen zu letzterem, entstehen. Schon früher (vergl. das Hautskelett) habe ich darauf hingewiesen, daß diese Knochen phylogenetisch und ontogenetisch in den Knorpel eindringen, ihn zerstören und sich selbst an seine Stelle setzen können. Aus diesem Grunde spricht man von Ersatzknochen, Autostosen oder Ossa substituentia. Dazu ist aber zu bemerken, daß die Verschiedenheiten in der Zeit des

ontogenetischen Auftretens der einzelnen Knochen keinen Maßstab abgeben für phylogenetische Spekulationen. Es können also topo-

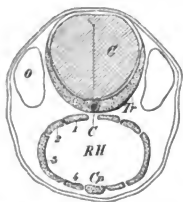


Fig. 49. Querschnitt durch das primordiale Neurocranium und Splanchnocranium (Schemata). *C* Chorda, *O* Ohrblase, *RH* die vom Viszeralskelett umschlossene Rachenhöhle, *Tr* Trabekel, welche von unten und seitlich das Gehirn (*G*) umschließen, 1—4 die einzelnen Komponenten der Viszeralbögen (Pharyngo-, Epi-, Kerato- und Hypobranchiale), welche sich ventralwärts mit der Copula (*Cp*) vereinigen.

Bei kieltenatmenden Tieren stets in größerer Zahl (bis zu 9¹) vorhanden, unterliegen die Viszeralbögen bei höheren Typen (Amnioten) einer immer größeren Reduktion und treten da und dort, mitteilt eines Funktionswechsels, in bestimmte Beziehungen zum Gehörorgan und zum Kehlkopf.

Der vorderste, als primordialer Unterkiefer (*Cartilago Meckelii*) fungierende und im Bereich des Nervus trigeminus liegende Bogen entsteht zuerst und wird als oraler Viszeralbogen den weiter nach hinten liegenden Bögen als den postoralen oder den Hyobranchialbögen gegenübergestellt. Er wird in der aufsteigenden Tierreihe um so mehr reduziert, als sich die knöchernen Elemente im Bereich des Unterkiefers ausbilden. Vieles spricht dafür, daß die *Cartilago Meckelii* ursprünglich jederseits aus zwei getrennten Stücken bestand, die erst sekundär zur Vereinigung gelangten.

Von den postoralen Bögen wird der erste, im Bereich des N. facialis liegende, als Hyoidbogen bezeichnet. Er trägt in der

graphisch und auch in anderen Beziehungen übereinstimmende Knochen, die als homolog erscheinen, bei verschiedenen Wirbeltieren verschiedene Entwicklungsweisen zeigen.

Die Entwicklung der Knochen geht von sogenannten Ossifikations-Centra oder Ossifikationspunkten aus, deren oft mehrere in einem und demselben späteren Knochenterritorium liegen. Frühere oder spätere Verschmelzung dieser Centra oder auch von ganzen Knochen zu Knochenkomplexen führt eventuell zu Reduktionen einer ehemals größeren Knochenzahl, andererseits kann es durch Unterbleiben jener Fusion zur Bildung „überzähliger“ Knochen kommen.

b) Splanchnocranium.

Die im Bereich der Seitenplatten des Mesoderms hyalinknorpelig, und zwar in der Richtung von vorne nach hinten sich anlegenden Viszeralbögen umgreifen, wie wir bereits gesehen haben, den ersten Abschnitt des Vorderdarmes und liegen in interbranchialer Anordnung in die Schlundwand eingebettet, d. h. sie begrenzen kranial- und kaudalwärts je eine Kiemenspalte (Fig. 50).

¹) Was die Zahl der bei den verschiedenen Tiergruppen vorkommenden Kiemenbögen betrifft, so verweise ich auf das Kapitel über die Respirationsorgane. Ich will jedoch hier schon betonen, daß es sich dabei um eine Rückbildung, nicht nur in der Zahl der Bögen, sondern auch um eine solche der letzteren zusammensetzenden Gliedstücke handeln kann. Bei beiden aber beginnen — und dies gilt für die ganze Tierreihe — die Reduktionsprozesse stets hinten, d. h. im kaudalen Bezirk des Branchialskelettes.

Regel keine Kiemen, während dies bei den weiter kaudalwärts liegenden Bogen, welche in den Bereich des *N. glossopharyngeus* und des *N. vagus* fallen, ausnahmslos der Fall ist. Ursprünglich müssen übrigens, wie oben schon bemerkt, alle Viszeralbögen mit dieser, d. h. mit der respirierenden Funktion betraut gewesen sein.

In ihrer ersten Anlage ungegliedert, können die einzelnen Bögen später in verschiedene Stücke (*Hypo*-, *Kerato*-, *Epi*-, und *Pharyngobranchiale*) zerfallen, wovon sich das oberste (*Pharyngobranchiale*) unter die Schädelbasis, resp. unter die Wirbelsäule einschiebt, während das unterste (*Hypobranchiale*) ventral zu liegen kommt und hier mit seinem Gegenstück durch eine sogenannte *Copula* (*Basi*-*branchiale*), ähnlich wie die Rippen durch das Sternum, verbunden wird (Fig. 49, 1—4, *Cp*).

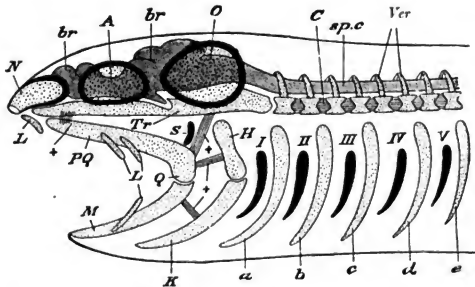


Fig. 50. Schematische Darstellung des Kopfskelettes eines Selachier-Embryos. *A* Auge, *a-c* Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenslitze (*I-V*) liegen. *br, br* Gehirn, *C* Chorda dorsalis, welche sich zwischen den einzelnen Wirbeln erstreckt, *H* Hyomandibulare, *K* Hyoidbogen, *L* Lippenknorpel, *M* Cartilago Meckelii, *N* Nasenkapsel, *O* Hörkapsel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palato-Quadratum, welche bei †† durch Bandmassen mit dem Hirnschädel verbunden sind *S* Spiraculum (Spritzloch), *sp.c* Rückenmark, *Tr* Trabeculae und Parachordalia, *Ver* Wirbelbogen.

Nach Fortfall der Kiemenatmung tritt die Aufgabe des Hyobranchialskelettes als eines die Zunge stützenden und bewegenden Apparates in den Vordergrund. Der in seinem Aufbau bei den Amnioten bedeutend reduzierte Skelett-komplex fungiert jetzt als Zungenbein.

Auch die zwei vordersten Viszeralbögen, der Mandibular- und Hyoidbogen, unterliegen einer Abgliederung. So gliedert sich von ersterem noch ein proximales Stück ab, das Quadratum, welches nach vorne in einen Fortsatz, das sogenannte Palato-Quadratum (Fig. 50 *PQ*), auswächst. Dieses verbindet sich in mannigfachster Weise mit der Basis cranii und formiert so eine Art von primitivem Oberkiefer, während der Meckel'sche Knorpel, wie bereits erwähnt, den primitiven Unterkiefer bildet.

Das Quadratum, welches als Träger (*Suspensorium*) des Unterkiefers dient, bleibt entweder vom Schädel durch ein Gelenk getrennt,

d. h. verbindet sich mit ihm nur bindegewebig, oder verwächst mit ihm zu einer Masse.

Auch der Hyoidbogen steht, indem er sich am Suspensorialapparat beteiligen kann, in sehr nahen Beziehungen zum Mandibularbogen und tritt auch in wichtige Beziehungen zum Hirnschädel. Es darf jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß hinsichtlich seiner morphologischen Beurteilung (ob einheitlichen oder ursprünglich doppelten Ursprungs) durchaus noch keine Übereinstimmung besteht. Er zerfällt analog den weiter rückwärts liegenden Branchialbögen in eine Anzahl von Stücken, die man bei vielen Fischen in ihrer Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare, Symplecticum und als Zungenbeinbogen (Hyale) im engeren Sinne unterscheidet (Fig. 55). Ventralwärts in der Mittellinie fungiert als Copula für die Hälften beider Seiten ein Basi-hyale, welches verknöchern und sich als Os entoglossum in die Substanz der Zunge einbetten kann. Bezüglich der weiteren Schicksale des Hyomandibulare, sowie des Symplecticum bei terrestrischen Tieren muß auf die späteren Kapitel verwiesen werden.

Wie kleine Vorwerke vor dem eigentlichen Kopfskelett erscheinen gewisse größere und kleinere Skeletteile, die man als präkraniale oder als präorale Elemente zu bezeichnen pflegt. Dabin gehören die Lippenknorpel der Selachier und ähnliche Bildungen bei Teleostiern und gewissen Anurenlarven (Bartfäden). Ihre morphologische Bedeutung ist dunkel.

Topographie der Deckknochen am Knorpelschädel.

Die primären topographischen Beziehungen der Deckknochen zu bestimmten Teilen des Knorpelschädels sind noch nicht für alle Stücke genügend erkannt. Immerhin läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit über die wichtigsten Elemente folgende Aufstellung machen.

Die Scheitelbeine (Parietalia) und Stirnbeine (Frontalia) haben ihre ursprüngliche Lage an der Schädeldacke in der Labyrinth- und Orbito-Temporalregion. Beide können aber noch auf benachbarte Regionen übergreifen. Das bei Amnioten an der äußeren Ohrkapselwand sich entwickelnde Squamosum ist auch bei Knochenganoiden und Teleostiern vorhanden, verliert aber hier seine Deckknochennatur. Die primären Beziehungen der bei den Amnioten unter dem Namen Postfrontale (event. Postfrontale mediale und P. laterale) und Iugale bekannten Knochen sind zurzeit noch nicht anzugeben.

Zu den Deckknochen der Ethmoidalregion gehören: Nasale, Supraethmoidale (der Teleostier), Praefrontale (resp. Praefrontalia) der Amphibien und Sauropsiden, Septomaxillare (im hinteren Gebiet der Fenestra narina bei Amphibien und Reptilien; es kann sich teils mehr in der Nasenkapsel ausdehnen, teils dieselbe überschreiten), Lacrimale der Säuger. Ob diesem das Lacrimale der Saurier und Krokodile entspricht, ist zweifelhaft. Die appositionellen Beziehungen des Praemaxillare, Maxillare und des Vomer zum Ethmoidalskelett sind möglicherweise erst

sekundär erfolgt. Das Parasphenoid ist zweifellos ein Schleimhautknochen der Basis des Neurocranium.

Am Palatoquadratum findet sich zunächst auf der lateralen Oberfläche ein bei Amphibien sehr ausgedehnter Knochen, das sogenannte Paraquadratum (Gaupp). Dieses ist dem Quadratojugale der Reptilien homolog. Vielleicht steckt letzteres auch im Tympanicum der Säuger, doch ist dies noch nicht sicher nachgewiesen. Der Vomer, das Palatinum und das Pterygoid (event. Ecto-, Entopterygoid bei den Teleostiern) sind wahrscheinlich als zahntragende Deckknochen auf der Pars palatina des Palatoquadratum entstanden und können deshalb auf die Zähne zurückgeführt werden, die bei den Selachiern dem gesamten Knorpelbogen aufsitzen. Doch liegt schon bei den Teleostiern der Vomer und bei den Amphibien auch das Palatinum nicht mehr an Teilen des Palatoquadratum, sondern an solchen des Ethmoidalskeletts, also basal von der Nasenkapsel. Nur das Pterygoid bewahrt bei Amphibien und manchen Reptilien noch die ursprünglichen Lagebeziehungen zur Palatinspange.

Der bei Selachiern den oberen Mundrand bildende Palatoquadratknorpel formiert sozusagen einen primitiven Kieferbogen, der aber dem prämaxillaren und maxillaren Kieferbogen der höheren Fische und aller höheren Vertebraten nicht entspricht. Ob jene oben schon erwähnten Knorpel, die in die Kategorie der Lippenknorpel fallen, als ursprüngliche Anlagerungsstätten der Praemaxilla und Maxilla in Frage kommen, ist möglich, aber nicht erwiesen.

Am Unterkiefer bietet der Meckel'sche Knorpel die Anlagerungsstätte für Zahn- und Integumentalknochen. Wie am Oberkiefer, so können auch am Unterkiefer zwei Zahnbogen unterschieden werden; ein äußerer, repräsentiert durch das Dentale und ein innerer, repräsentiert durch das Operculare (Splenia), event. in Verbindung mit einer wechselnd großen Zahl von Praesplenialia. Da die Zähne auf dem primordialen Unterkiefer der Selachier wohl als Opercularzähne zu betrachten sind, so verdient die Frage Erwägung, ob nicht auch das Dentale ursprünglich einem vor dem Kieferbogen gelegenen primordialen Skelettstück auflagerte, ähnlich wie es für das Praemaxillare und das Maxillare angenommen wird.

Auch die reinen Integumentalverknöcherungen des Unterkiefers, in deren Nomenklatur noch große Verwirrung herrscht (Dermangulare, Dermarticulare, Supraangulare, Complementare) sind Belegstücke des Meckel'schen Knorpels.

Am Hyobranchialskelett finden gewisse Zahnknochen der Teleostier (Pharyngeum superius und inferius, Dermobranchialia, Dermentoglossum) Anlagerung. Bei höheren Formen sind Deckknochen an diesem Teil des primordialen Skeletts nur noch ausnahmsweise vorhanden.

Topographie der Ersatzknochen.

Als Ossifikationen in der Occipitalgegend werden gewöhnlich betrachtet: Basioccipitale, Pleurooccipitalia s. Occipitalia lateralia, Supraoccipitale. Letzteres geht jedoch gewöhnlich aus der Verknöcherung des zur Labyrinthregion gehörigen Tectum

synoticum hervor. Supraoccipitale und Pleurooccipitalia greifen häufig auf die Ohrkapseln über.

In der Region der Ohrkapseln (Regio otica) entstehen die Ossa periotica, nämlich ein Opisthoticum, Epioticum Prooticum, Sphenoticum und Pteroticum. Das konstanteste Element ist das Prooticum. Das Sphenoticum und Pteroticum finden sich nur bei Fischen, bei welchen aber das Pteroticum nicht selbständig bleibt, sondern als Autosquamosum mit dem Dermo-squamosum zum Squamosum verschmilzt.

In der Orbito-Temporalregion werden Basisphenoid, Präsphenoïd, Alisphenoidea und Orbitosphenoidea in sehr wechselndem Verhalten angetroffen.

In der Regio ethmoidalis finden sich Ethmoidalia lateralia und Praethmoidalia bei Fischen, ein einheitliches Ethmoidale bei Säugern¹⁾.

Am Palatoquadratum verknöchert sehr allgemein die Pars quadrata als Os quadratum. Bei Knochenganoiden und Teleostiern kommen noch das Metapterygoid und das Autopalatinum (am vorderen Ende des Palatinum) hinzu. Es verschmilzt meist mit einem Dermopalatinum.

Aus der Verknöcherung des Gelenkstückes des Meckel'schen Knorpels geht sehr allgemein ein Articulare hervor. Nach vor- und rückwärts von dieser Verknöcherungszone kann es noch zur Ausbildung eines Autocoronale und anderer Knochen kommen (Teleostier). Das vordere Ende des Meckel'schen Knorpels verknöchert häufig als Mentomandibulare, welches vielfach mit dem Dentale zusammenfließt.

Im Hyobranchialskelett können kleinere Abschnitte einheitlich verknöchern (Stylohyale, die einzelnen Glieder der Branchialbögen, das Glossohyale), oft genug aber treten auch hier innerhalb eines Knorpelsegmentes mehrere Ossifikationen auf.

A. Fische.

Hier zeigt das Kopfskelett, je nach den verschiedenen Gruppen, eine so reiche Ausgestaltung, daß sich die Schilderung, soll sie sich nicht in Weitläufigkeiten verlieren, nur in skizzenhaften Umrissen bewegen kann.

Bei *Amphioxus* wird das rudimentäre Gehirn nur von einer dünnen, bindegewebigen Hülle umgeben, so daß man hier von einem kranialen Skelett gar nicht reden kann; dagegen findet sich ein den Vorhof des Mundes umgebender, aus „Cirrhen“ bestehender, knorpeliger Stützapparat.

Das in histologischer und genetischer Hinsicht von den Cirrhen sehr verschiedene Kiemenskelett besteht aus einer Reihe homogener, elastischer Stäbchen von kutikularer Natur, welche dorsal bogenförmig zusammenschließen, während sie ventral getrennt bleiben. Von einem direkten Anschluß an das Kiemenskelett höherer Formen

¹⁾ Inwieweit die bei den einzelnen Wirbeltiergruppen mit gleichem Namen bezeichneten Ersatzknochen des Neurocranium wirklich homologe Bildungen sind, ist noch gar nicht zu sagen.

kann um so weniger die Rede sein, als es überhaupt nicht möglich ist, bei *Amphioxus* die Grenze zwischen Kopf- und Rumpfreigion scharf zu bestimmen.

Das Kopfskelett der *Cyclostomen* folgt in seiner Anlage dem Plane, wie ich ihn oben für alle Wirbeltiere in seinen Grundzügen vorgezeichnet habe. Später aber zeigt der Schädelbau, infolge der saugenden (*Petromyzon*) oder parasitischen (*Myxine*) Lebensweise dieser Tiere, so viel Eigentümliches, daß er eine isolierte Stellung einnimmt. Vor allem fehlen eigentliche Kieferbildungen im Sinne der übrigen Vertebraten, weshalb man diese Fische als *Cyclostomen* oder Rundmäuler allen anderen Wirbeltieren als den Kiefermäulern oder *Gnathostomen* gegenübergestellt hat. Damit sind aber die Verschiedenheiten noch lange nicht erschöpft, sondern sie prägen sich noch in manch anderer Hinsicht aus, so daß ein Vergleich beider, offenbar schon in sehr früher

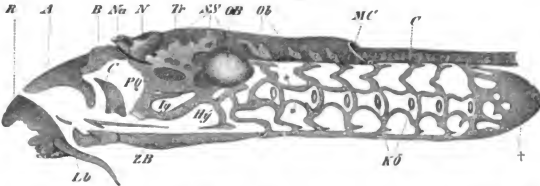


Fig. 51. Kopfskelett von *Petromyzon Planeri*. A, B, C drei Stützplatten des Saugmundes, C Chorda, Hy Hyoid (?), Ig Spange, die noch zum Palato-Quadratum gehört (?), KO Kiemenöffnungen, Lb Labialknorpel, N Nasensack, Na Apertura nasalis externa, OB Ohrblase, Ob obere Bogen, PQ Palato-Quadratum (?), R knorpeliges, ringförmiges Skelett des Saugmundes, SS fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei MC (Medullarkanal) durchschnitten ist, Tr Trabekel, ZB Zungenknorpel, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, ** Querspangen des Kiemenkorbes.

Zeit nach getrennten Richtungen differenzierter Hauptgruppen schwer fällt. So ist für beide *Cyclostomengruppen* ein sehr niederer Zustand darin zu erblicken, daß die knorpelige Schädelkapsel nur gering entwickelt ist und daß der vordere Abschnitt der Wirbelsäule, der bei *Gnathostomen* vom Hirnschädel assimiliert wird, bei den *Cyclostomen* noch ein indifferentes Verhalten zeigt. Ein Occipitalabschnitt fehlt also, und das Kopfskelett der *Cyclostomen* ist, wie schon betont wurde, als ein „Palaeocranium“ zu bezeichnen. Die austretenden Gehirnnerven schließen in kaudaler Richtung mit dem N. vagus ab.

An Stelle des offenbar rückgebildeten Kieferapparates liegen bei den *Cyclostomen* eine Reihe von platten-, stangen- und ringartigen Gebilden, die man ebensowenig wie die Skelettbezirke des eigentlichen Cranium mit den Knorpel- und Knochenterritorien am Schädel höherer Formen vergleichen und jedenfalls nicht in direkte Parallele mit denselben bringen darf (Fig. 51). Dazu kommt noch der eigenartige, äußerlich unpaare Riechsack, welcher, in Anpassung an die oben schon erwähnte Lebensweise, eine dorsale Lagerung erfahren

hat, und der bei Myxinoiden zu einer von Knorpelringen umspannten, kaminartigen Röhre verlängert erscheint, welche mit dem Cavum oris in offener Verbindung steht (vgl. das Geruchsorgan).

Auch das knorpelige, weit vom Kopf nach hinten gerückte Kiemenskelett der Cyclostomen weicht von dem der Gnathostomen beträchtlich ab. Dies tritt vor allem in der oberflächlichen, ganz im Niveau der äußeren Körperdecken befindlichen Lage, sowie auch dadurch hervor, daß die einzelnen Knorpelspangen sowohl unter sich, als auch ventral und dorsal durch Längsleisten miteinander zusammenschließen (Petromyzonten, Fig. 51).

Was nun den **Selachierschädel** betrifft, so repräsentiert er nach jeder Beziehung die einfachsten, am leichtesten zu verstehenden Verhältnisse, so daß man ihn füglich als den besten Ausgangspunkt für das Studium des Kopfskelettes aller übrigen Wirbeltiere bezeichnen kann. Die phyletische Entwicklungskurve des Chondrocranium bewegt sich bis zu den Selachiern in aufsteigender, von den Selachiern an aber der Hauptsache nach in absteigender Richtung. Allerdings handelt es sich dabei durchaus nicht um einen gleichmäßigen Abfall, sondern der absteigende Kurvenschenkel zeigt vielfache Schwankungen, ja manche Teile des Chondrocranium kommen in ihrer Entwicklung selbst über das Niveau hinaus, das sie bei den Selachiern erlangten. Knochengewebe kommt im Selachierschädel noch nicht zur Entwicklung.

Das knorpelig-häutige Neurocranium der Selachier ist in der Ontogenese dem Splanchnocranium etwas voraus und läßt deutlich erkennen, daß es dem Cyclostomenschädel gegenüber sowohl in rostraler als auch in kaudaler Richtung bedeutend an Ausdehnung gewonnen, d. h. daß es in der Occipitalgegend bereits mehr Vertebraelemente assimiliert hat. Infolgedessen nimmt die Vagusgruppe hier bereits ihren Weg durch das Knorpelcranium, das also in seinem hinter dem Vagusloch liegenden Abschnitt als Neocranium zu bezeichnen ist.

Was die häutigen Stellen an der kranialen Wand betrifft, so befinden sie sich in der Regel in der präfrontalen Gegend, seltener (Holocephalen) an der interorbitalen Region.

Die Riechsäcke liegen an der lateralen und ventralen Seite der zu einem mehr oder weniger langen Wasserbrecher (Rostrum) ausgedehnten Nasenregion. Eine Orbitalbucht ist stets sehr gut entwickelt, und durch ihre tiefe Einsenkung springen die Ethmoidalregion, sowie die Regio auditiva, an welcher halbzirkelförmige Kanäle des Gehörorgans häufig hindurchschimmern, um so deutlicher hervor (Fig. 52, or, aud. cp.).

Das reichbezahnte und mit dem gewaltigen Unterkiefer die Mundspalte begrenzende Palato-Quadratum (up. j.) stößt mit seinen beiderseitigen Partes palatinae vorn in der Mittellinie an der Basis cranii zusammen und ist durch Bindegewebe an letztere befestigt. An dem als Processus palato-basalis bezeichneten Fortsatz bildet sich eine Gelenkverbindung mit der Trabecula aus. Die wichtigste Verbindung des Palatoquadratum mit dem neuralen Cranium erfolgt aber bei den meisten Selachiern durch das Hyomandibulare (Hyostyler Typus). — Bei Holocephalen aber fließt, worauf

schon der Name hinweist, das Palatoquadratum mit dem Cranium zu einer Masse zusammen (Autostyler Schädeltypus). Am vorderen Umfang des Hyomandibulare liegt ein in die Mundhöhle führender Schlitz, das sogenannte Spritzloch (Spiraculum), in dessen Nähe sich Andeutungen einer früher vorhandenen Spritzlochkieme finden können. Sie hat ihre Lage auf einer oder mehreren das Spritzloch von vorne her umrahmenden Knorpelstücken (Spritzloch- oder Spiracularknorpel).

Das stets reich entwickelte Branchialskelett zeigt viele, durch sekundäre Abgliederungen und Verschmelzungsprozesse charakterisierte Modifikationen, und jeder Bogen ist in der Regel in vier

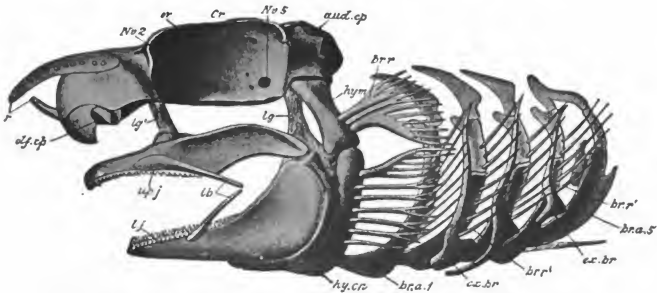


Fig. 52. Kopfskele eines Haiisches (Scyllium canalicula). Aus T. J. Parkers „Biology“ nach W. K. Parker, *und ep* Gehörkapsel, *br. a. 1-br.* a 5 Fünft Branchialbogen, *br. r. br. r'* Branchialstrahlen, welche von dem Hyoid und den Branchialbogen entspringen, *Cr* Cranium, *ex. br.* äußere Branchialknorpel, *hy. c* Ventrale Abschnitt des Hyoids (Hyale im engeren Sinn), *hy. m* Hyomandibulare, *lb* Lippenknorpel, *lg, lg'* Bandapparate, welche den Kieferapparat mit dem Cranium verknüpfen, *l. j.* Meckel'scher Knorpel, *Nr. 2* Foramen opticum, *Nr. 3* Trigeninus- und Facialis-Loch, *of. p* Kiechknorpel, *or* Orbita, *r* Rostralknorpel, *up. j.* Palato-Quadratium, welches oralwärts in die Partes palatinae sich verlängert. (Der Spitzlochknorpel ist nicht eingezeichnet.)

Stücke gegliedert, die, von der ventralen nach der dorsalen Seite gezählt, wie bereits früher erwähnt, folgende Namen führen: Hypobranchiale, Kerato-, Epi- und Pharyngobranchiale. Die Hypobranchialia beider Seiten werden in der ventralen Mittellinie durch die sogenannten Basibranchialia (Copularia) vereinigt. Am äußeren Umfang jedes Branchialbogens entwickeln sich radienartig angeordnete Kiemenstrahlen („Radien“), die als Stützelemente für die Kiemensäcke dienen und ontogenetisch erst später auftreten als die Branchialbogen selber. Sie finden sich auch am Hyomandibulare und Hyoid, und auch die oben erwähnten Spritzlochknorpel fallen unter denselben Gesichtspunkt¹⁾.

Unter den **Ganoiden** nehmen jene Formen, bei welchen sich das mit der Wirbelsäule unbeweglich verbundene, hyaline Neurocranium

¹⁾ Außer den eigentlichen Branchialbogen treten bei Haifischen auch noch sogen. „äußere Kiemenbogen“ auf. Sie sind genetisch auf Kiemenstrahlen zurückzuführen.

noch in voller Ausdehnung erhält, die niederste Stufe ein. Man nennt sie Knorpelganoiden. Durch die sekundär assimilierten Wirbel erfährt der Schädel dem Selachiercranium gegenüber einen Zuwachs. Er ist „auximetamer“ und kann als leicht tropisch bezeichnet werden.

Während nun Selachier und Knorpelganoiden in der Gestaltung des Chondrocranium im wesentlichen übereinstimmen, nehmen die letzteren gleichwohl dadurch eine ungleich höhere Stufe ein, daß bei ihnen Knochen hinzutreten. Diese bedecken in einer großen Anzahl von reich skulpturierten Schildern und Platten panzerartig die Schädeloberfläche und lassen wenigstens zum Teil schon die typische Anordnung, wie bei höheren Formen, erkennen (Parietalia, Frontalia z. B.), (Fig. 53, 54). Zum Teil finden sie sich auch im Bereich

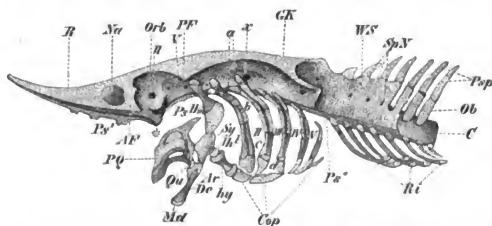


Fig. 53. Kopfskelett des Störs, nach Entfernung des Außenskelettes. *Ar* Articular, *C* Chorda dorsalis, *Cop* Copulae des Visceralskelettes (die vorderste Copula ist das Hypohyale, die übrigen heißen Hypobranchialia), *De* Dentale externum, *Hm* Hyomandibulare, *hy* Keratohyale, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen mit den einzelnen Gliedern, dem Supra- und Infrapharyngobranchiale (*a*), dem Epi- (*b*), Kerato- (*c*) und Hypobranchiale (*d*), *II* Opticulus, *Ih* Inter- s. Stylohyale, *Md* Mandibula, *Na* Cavum nasale, *Ob* obere Bogen, *Orb* Orbita, *Pf*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *PQ* Palatoquadratum, *Ps*, *Ps'*, *Ps''* Parasphenoid, *Psp* Processus spinosi, *Qu* Quadratum, *Ri* Rippen, *R* Rostrum, *SpN* Austrittsöffnungen der Spinalnerven, *Sy* Symplecticum, *WS* Wirbelsäule, *x* Vagusloch, * vorspringende Kante an der Basis cranii (Basalecke).

der Mundhöhle (Parasphenoid), resp. des Visceralskelettes. Auch im Kiemendeckel, der hier schon viel deutlicher ausgeprägt ist als bei Holocephalen, treten Knochenbildungen auf; allein diese erfahren bei Knorpelganoiden eine ungleich reichere Ausgestaltung in einzelne Platten, die man als Operculum, Prae-, Sub- und als Interoperculum bezeichnet, und die zum Teil als auf Knorpelradialen des Hyoidbogens entstandene Belegknochen zu betrachten sind.

Branchiostegalstrahlen besitzen Spatularia und die Knorpelganoiden.

Der ganze Palato-Mandibular-Apparat, welcher durch das Hyomandibulare (Hyostyler Typus der Acipenseriden) und das von letzterem differenzierte Symplecticum, sowie durch Bandmassen nur sehr lose an der Schädelbasis befestigt ist, macht bei Knorpelganoiden einen durchaus rudimentären Eindruck (Fig. 53 *Md*, *Sy*, *Hm*, *Qu*, *PQ*), und damit steht auch die Rückbildung des Gebisses dieser Fische im Zusammenhang.

Das schon früher erwähnte Exo- oder Hautskelett gelangt nun bei einer zweiten Abteilung dieser Fische, nämlich bei den Knochen-
ganoiden, zu einer ganz exzessiven Entwicklung und stellt auf der Schädeloberfläche einen aus zahlreichen Stücken und Stückchen bestehenden, steinharten Panzer dar (Fig. 54). Die Knochenbildungen beschränken sich aber nicht nur auf die Oberfläche, sondern es kommt auch neben den Deckknochen zu Ersatzknochen des Chondrocranium, d. h. zur Verknöcherung in der Occipital-, Otical-, Orbito-temporal- und Ethmoidalregion. Dazu kommt noch das Palatoquadratum und das ganze übrige Viszeralskelett mit dem Branchialbogen und dem Meckel'schen Knorpel, wo die Ersatzknochen neben den Deckknochen eine große Rolle spielen. Kurz, das Chondrocranium erfährt, wenn es auch in großer Ausdehnung erhalten bleibt, den Knorpelganoiden gegenüber immerhin eine gewisse Beschränkung. (Über die einzelnen Kopfknochen vergl. den Teleostierschädel¹⁾).

Das Hyobranchialskelett besteht bei Ganoiden aus 4—5 mehr oder weniger stark verknöcherten und gegliederten Kiemenbögen, die, wie bei Selachiern, von vorne nach hinten an Größe abnehmend, bei Knochen-
ganoiden an ihrer dem Schlund zuschauenden Fläche über und über von büstenartigen Zahmmas-
sen überzogen sind.

Teleostier. Hier finden sich die allergrößten Verschiedenheiten, allein in seinem Grundplan ist der Teleostierschädel auf denjenigen der Knochen-
ganoiden, aus welchem er sich auch phylogenetisch entwickelt hat, zurückzuführen. Auf der anderen Seite aber zeigen sich keine Anknüpfungspunkte an die Amphibien, sondern wir haben die ganze Gruppe der Knochen-
fische als einen auslaufenden Seitenzweig des Wirbeltierstammes zu betrachten.

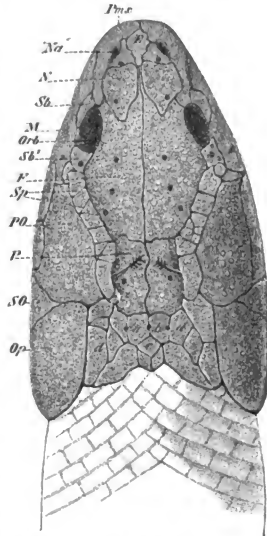


Fig. 54. Schädel von *Polypterus bichir* von der Dorsalseite. *a, b, c, d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden unter die Spirakularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche. *E* Ethmoid, *F* Frontale, *M* Maxilla, *N* Nasale, *Na* Apertura nasalis externa, *Op* Opereculum, *Orb* Orbita, *P* Parietale, *Pmx* Praemaxillare, *PO* Praeoperculum (?), *Sb*, *Sb'* Suborbitale anterius und posterius, *SO* Suboperculum, *Sp* Spiracularia.

¹⁾ Bei *Amia* bleibt das knorpelige Primordialcranium, abgesehen von gewissen Verknöcherungszonen, fast in vollem Umfange erhalten. Im übrigen zeigen sich viele Anklänge an die Teleostier.

Der knorpelige Primordialschädel persistiert bei den meisten Teleostiern in großer Ausdehnung, und nachdem wir schon in der allgemeinen Übersicht die allgemeinen wichtigen Gesichtspunkte hinsichtlich der Bedeutung der Deck- und Ersatzknochen gewonnen haben, genügt es an der Hand der Abbildungen 55 und 56 die topographischen Verhältnisse im einzelnen ins Auge zu fassen.

Am Schädeldach treten, wie bei den Ganoiden, als Hauptknochen die Parietalia und Frontalia auf. Erstere können durch einen

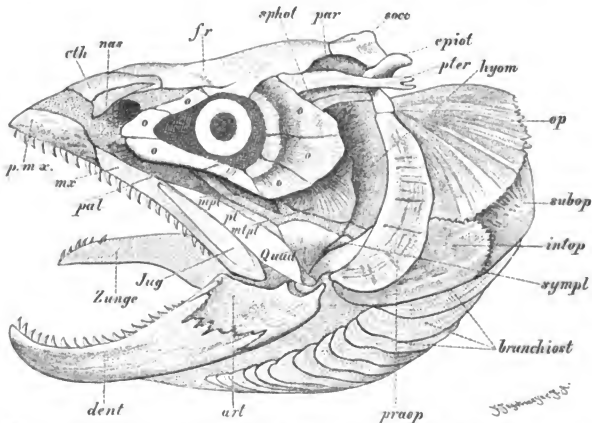


Fig. 55. Kopfskelett von *Salmo salar*. Linke Seite von außen. *art* Articulare, *branchiost* Branchiostegalstrahlen, *dent* Dentale, *epiot* Epioticum, *eth* Supraethmoid, *fr* Frontale, *hyom* Hyomandibulare, *intop* Interoperculare, *Jug* Jugale, *mpt* Mesopterygoid, *mtpt* Metapterygoid, *mx* Maxillare, *nas* nasale, *o, o, o* Orbitalring, *op* Operculare, *pal* Palatinum, *par* Parietale, *pms* Praemaxillare, *praop* Praeoperculare, *pt* Pterygoid, *pter* Pteroticum („Squamosum“), *Quad* Quadratum, *socc* Supraoccipitale, *sphot* Sphenoticum, *subop* Suboperculare, *sympl* Symplecticum.

Fortsatz des Occipitale superius voneinander getrennt sein. Seitlich von den Frontalia liegen die Postfrontalia, welche sich bis zu dem Squamosum erstrecken (Fig. 55).

In der Orbitalgegend¹⁾ differenziert sich, die seitliche Schädelwand bildend, eine Knochenzone, welche man in ihrer hinteren Partie als Ali- und in ihrer vorderen als Orbitosphenoid zu bezeichnen pflegt. Ihre Bedeutung ist noch nicht bekannt, jedenfalls aber hat das Alisphenoid mit der Ala temporalis des Säugetierschädels nichts zu schaffen.

¹⁾ Erwähnenswert ist ein bei manchen Teleostiern auftretender, von der Orbita aus schräg nach hinten einwärts verlaufender und mit der Längsachse der Basis cranii einen spitzen Winkel erzeugender Kanal, der die Augenmuskeln umschließt („Augenmuskellkanal“).

An der Schädelbasis findet sich ein Basisphenoid und ventralwärts davon das in der Mucosa oris gebildete Parasphenoid. Weiter nach vorne liegt der Vomer, und lateralwärts trifft man auf

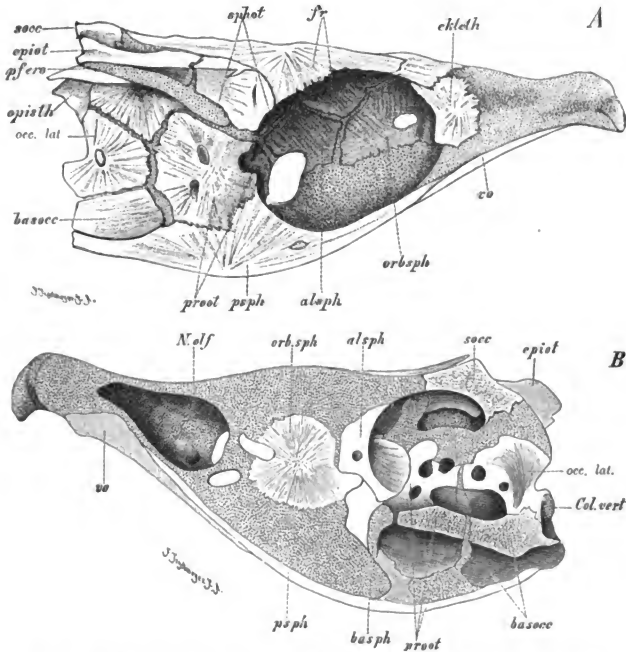


Fig. 56. A Kopfskelett von *Salmo salar* nach Entfernung des äußeren Knochenbelags, rechte Seite. B Medianschnitt durch dasselbe. Die Knorpelteile sind fein punktiert, *alaph* hinterer Teil der Randspange („Alisphenoid“), *basocc* Basisoccipitale, *basph* Basisphenoid, *Col. vert* Verbindungsstelle mit der Wirbelsäule, *ekteth* Ectoethmoid, *epist* Epitoticum, *fr* Frontale, *N. olf* Kanal für den N. olfactorius, *occ. lat.* Occipitale laterale, *opisth* Opisthoticum, *orbzph* Orbitosphenoid, *proot* Prooticum, *peph* Parasphenoid, *ptero* Pteroticum („Squamosum“), *socc* Supraoccipitale, *sphot* Sphenoticum, *vo* Vomer.

die Palato-Quadratspange, welche von ihrem Gegenstück getrennt bleibend, sich vorne mit dem Schädelgrund verbindet. In ihrem Bereich entsteht eine Verknöcherungszone, die man (vorne) als Palatinum (Deck- und Ersatzknochen) und (hinten) als Quadratum bezeichnet. Zwischen diesen beiden bilden sich Knochenstücke, die

auch schon bei Knochenganoiden eine Rolle spielen, nämlich die Pterygoidea, bei welchen man das einen Ersatzknochen repräsentierende Metapterygoid, Entopterygoid und das als Deckknochen zu betrachtende Meso- s. Ektopterygoid unterscheidet (Fig. 55). Dieser ganze Knochenkomplex bildet zusammen mit der Basis cranii das Dach der Mundhöhle.

In der Labyrinthgegend oder in ihrer Nachbarschaft finden sich, ähnlich wie bei Knochenganoiden, die sogenannte „Otica“ (Huxley), nämlich das Epitoticum (Occipitale laterale), das Opisthoticum (Intercalare) und als wichtigstes Element das Prototicum (Petrosum). Während das Opisthoticum in der Regel mit dem Labyrinth nichts zu schaffen hat, können andere Knochen, wie z. B. das Squamosum (Pteroticum) oder die Occipitalia, Beziehungen zu demselben haben.

In der Occipitalregion, wo sich, wie bei Selachiern und Ganoiden, Assimilationsprozesse vertebraler Elemente abspielen, unterscheidet man wie bei Knochenganoiden folgende knöcherne Bestandteile: 1. ein Occipitale basilare, 2. ein (sehr variables) Occipitale superius (letzteres fehlt den Ganoiden), 3. die das Foramen occipitale umgrenzenden Occipitalia lateralia.

Der Mundeingang wird im Bereich des Oberkiefers vorne von einem Praemaxillare und seitlich von einem Maxillare begrenzt. Beide Knochen spielen von den Knochenganoiden an in der ganzen Reihe der höheren Vertebraten eine große Rolle, unterliegen aber speziell bei den Knochenfischen, sowohl nach ihrem Vorkommen als nach Größe und Form beträchtlichen Schwankungen. Das Praemaxillare und das Maxillare sind in der Regel bezahnt, aber außer ihnen können auch noch andere, die Mundhöhle begrenzende Knochen, wie z. B. der Vomer und das Parasphenoid, Zähne tragen.

Die Riechorgane stellen, wie bei allen Fischen, zwei blind geschlossene Gruben im Ethmoidalknorpel dar, und in ihrem Bereich entwickeln sich Knochenelemente, die man als Supraethmoid und als Ethmoidalia lateralia (Ectethmoidea) bezeichnet.

Außer der oben schon erwähnten Plattenkette umgibt sich die eigentliche Schädelkapsel der Teleostier noch mit weiteren platten- oder spangenartigen Vorwerken. Dieselben entstehen als reine Hautverknöcherungen in der Umgebung des Auges (Orbitalring Fig. 55 o, o, o) und im Bereich des Kiemendeckels (Opercularknochen). Die Opercularknochen zerfallen in ein Operculare, Prae-, Inter- und Sub-Operculare. Sie sind vielleicht, worauf ich schon oben hingewiesen habe, phylogenetisch auf Kiemenstrahlen, bzw. auf mit solchen verbundene Hautknochen zurückzuführen. In der ventralen Verlängerung der Kiemendeckelfalte entwickelt sich eine große Zahl von Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen. Nach vorne stößt der Kiemendeckel an eine aus drei Gliedstücken, dem Hyomandibulare, Symplecticum und dem damit verbundenen, oben schon erwähnten Quadratum bestehende Knochenkette, welche als Aufhängeapparat für den Unterkiefer dient (Fig. 55 hyom. sympl. Quad.) Letzterer besteht aus dem Meckel'schen Knorpel und dann noch aus mehreren Knochenstücken, wovon das größte bezahnte Dentale (dent) und ein anderes Articulare genannt

werden. Letzteres entsteht aus dem Gelenkabschnitt des primären Knorpels, und ein Fortsatz desselben stellt das Coronoidium dar. Unter diesem liegt am Unterkieferwinkel das Angulare. Letzteres umschneidet zusamt dem Dentale den Meckel'schen Knorpel.

Auf den Hyoidbogen folgen in der Regel vier Branchialbögen und das Rudiment eines fünften.

B. Dipnoi.

Diese Tiergruppe nimmt in Hinsicht auf ihre Schädelbildung eine Mittelstellung ein zwischen den Holocephalen, Ganoiden und Teleostiern einer, sowie den Amphibien andererseits. Hin-

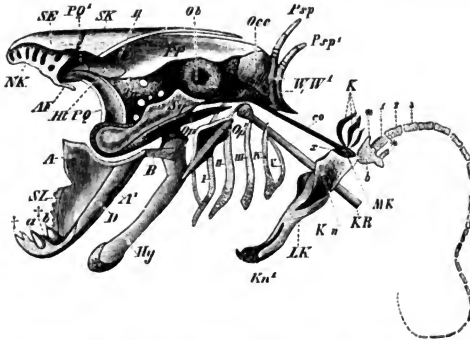


Fig. 89. Kopfskelett, Schultergürtel und vordere Extremität von *Protopterus*. *AA* Articulare, durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *AF* Antorbitalfortsatz (Der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *a*, *b* zwei Zähne, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *D* Dentale externum, *FP* Fronto-Parietale, *Ht* häutige Fontanelle, vom Opticusloch (*Il*) durchbohrt, *I—V* die fünf Branchialbögen, von Nr. *I* entspringt oralwärts eine zarte Spange, die als Kiemenreusenknorpel zu deuten ist, *KR* „Kopfrippe“, *LK*, *MK* laterale und mediale, den Schulterknochen (*K'n*, *K'n'*) einschneidende Knochenlamelle, *NK* knorpelige Nasenkapsel, *Ob* Ohrblase, *Occ* Occipitale laterale mit den Hypoglossuslöchern, *Op*, *Op'* rudimentäre Opercularknochen, die sich auf Knorpelradialreste des Hyoidbogens auflagen. Letztere sind deshalb auf der Figur nicht sichtbar, *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ'* mit dem der andern Seite konvergiert, *SE* Supra-Ethmoid, *SK* Schnenknochen, *SL* Schmelzleiste, *Sq* Squamosus, das Quadratum bedeckend, *Tr* Trabekel mit den Öffnungen für den Trigeninus und Facialis, *W*, *W'* in das Kopfskelett einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*P'sp*, *P'sp'*), *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität artikuliert, *††* frei zutage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, **** rudimentäre Seitenstrahlen (biserieller Typus) des Basalgliedes, *I*, *2*, *3* die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

sichtlich der Genese bestehen nahe Anschlüsse an die Urodelen. Dazu kommen aber dann im späteren Ausbau des Kopfskeletts gewisse Besonderheiten, welche weder nach dieser, noch nach jener Seite hin einen direkten Anschluß erlauben. Dahin gehören z. B.

die reiche metamere Gliederung der Occipitalregion, die eigenartige Beziehungen der Occipitalmyotome zum Schädelboden, gewisse Verhältnisse der Deckknochen etc. Jedenfalls ist das Alter der Dipnoi, die sich schon sehr frühe von den Fischen abgezweigt haben müssen, ein sehr hohes, denn sie finden sich schon in der Trias und in der Kohle; ja sie haben auch schon im Devon und möglicherweise bereits im Silur existiert.

Der primordiale Knorpelschädel erhält sich entweder nahezu ganz (*Ceratodus*)¹⁾ oder doch in größter Ausdehnung (*Protopterus*, *Lepidosiren*). Die perichondral entwickelten Knochen sind lange nicht so zahlreich wie bei den Ganoiden, was eine niedere Entwicklungsstufe bedeutet.

Die Schädelhöhle erstreckt sich zwischen beiden Orbitae hindurch bis zur Regio ethmoidalis, wo sich eine größtenteils knorpelige *Lamina cribrosa* befindet (platybasischer Schädeltypus).

Dorsal liegen, wie die Fig. 57 zeigt, das unpaare *Supraethmoid* und die *Frontoparietalia* (*Protopterus*, *Lepidosiren*). Beides sind Deckknochen. Das sog. *Squamosum* entspricht vielleicht dem *Paraquadratum* der Amphibien.

An der Ventralseite des Neurocranium finden sich ein zahnloses *Parasphenoid*, sowie ein durch die Konkreszenz von Zähnen entstandener *Vomer* und ein *Palatopterygoid*. Bei *Dipnoërn* existiert nur der aus den beiden eben genannten Knochen formierte innere (Gaumen-) Zahnbogen, der äußere (Kiefer-) Bogen fehlt.

Der nach außen mit einem *Squamosum* (Fig. 57 *Sq*) belegte Quadratknoorpel ist mit dem *Chondrocranium* in postembryonaler Zeit zu einem Gusse verschmolzen, und auch die Verbindung der mit ihrem Gegenstück nach vorne zu unter der Schädelbasis zusammenstoßenden *Palatoquadrat-Spange* mit dem Cranium ist eine sehr innige. (*Autostyler* Typus.) (Fig. 57 *PQ*.)

Die Fortsätze, mittelst welcher das Quadratum mit dem Cranium verwächst, stimmen mit denjenigen der Urodelen (s. o.) überein.

Die gitterartig durchbrochenen, hyanlinknorpeligen Nasenkapseln liegen dorsal rechts und links von der Schnauzenspitze direkt unter der äußeren Haut (*NK*). Nach hinten öffnet sich das Cavum nasale durch Choanen in die Mundhöhle, ein Verhalten, welches von nun an alle über den *Dipnoërn* stehenden Wirbeltiere charakterisiert. Die äußeren Nasenlöcher sind unter der Oberlippe verborgen.

Der Occipitalabschnitt des Schädels, welcher zwei bis drei mehr oder weniger deutlich abgegliederte Wirbelbogen, bezw. Dornfortsätze trägt und aus drei Wirbelanlagen hervorgegangen ist, zeigt sich mit der Wirbelsäule durchaus fest und unbeweglich verwachsen. Der *N. vagus* passiert durch den Raum zwischen Ohrkapsel und erstem Wirbelbogen, und vor dem letzteren liegen, wie die Entwicklungsgeschichte von *Ceratodus* zeigt, fünf Myotome.

¹⁾ Das Kopfskelett von *Ceratodus*, wie auch die übrigen Verhältnisse des Kopfes, z. B. die Nerven, weisen vielfach primitivere Merkmale auf, als dies für die übrigen *Dipnoërn* gilt.

Erwähnenswert sind die mit scharfen Messern vergleichbaren, von Email überzogenen Zähne, wovon in dem Kapitel über die Zähne noch einmal die Rede sein wird.

Kiemendeckel, Kiemenstrahlen und Branchialbögen (fünf) machen einen sehr primitiven Eindruck. Die letzteren sind ventralwärts durch keine Basibranchialia (Copularia) vereinigt.

Vom ersten Branchialbogen entspringt oralwärts eine zarte Knorpelspange, die sekundär entstanden und wahrscheinlich als Kiemenreusenknorpel zu deuten ist. Sie ist auf Fig. 57 nicht besonders bezeichnet. Nach anderer Auffassung soll die betreffende Knorpelspange zum Hyoidbogen (Hyobranchiale) gehören und auf dessen ursprüngliche Doppelnatur zurückweisen.

Bei *Ceratodus* gliedert sich vom Hyoidbogen ein rudimentäres Hyomandibulare ab. Der übrige Hyalbogen zerfällt in ein großes Keratohyale und ein kleines Hypohyale. Basal liegt ein kleines Basihyale.

An dem kräftigen Unterkiefer unterscheidet man ein Artikulare, Dentale, Angulare und Operculare. Nach vorne vom Dentale liegt der Meckel'sche Knorpel eine Strecke weit frei zutage (Fig. 57). Die Zahnplatte im Unterkiefer der Dipnoer entspricht dem Operculare der Urodelen.

C. Amphibien.

Urodelen. Das Kopfskelett der geschwänzten Amphibien unterscheidet sich nach vollendeter Entwicklung von dem der Fische hauptsächlich durch negative Charaktere, nämlich einerseits durch geringe Entwicklung der knorpeligen Teile, andererseits durch eine viel geringere Zahl von Knochen. Kurz, es tritt uns in Anpassung an die veränderte, in den meisten Fällen terrestrische Lebensweise (Respiration etc.) ein veränderter, in mancher Hinsicht einfacher Bauplan entgegen, und dazu kommt noch die wichtige Tatsache, daß die Nervenlöcher in der Occipitalgegend, mit denjenigen für den Vagus abschließen. Da aber nach hinten davon noch eine, wenn auch wenig ausgedehnte *Regio occipitalis* besteht und in der Ontogenese daselbst noch Somiten zur Anlage kommen, so erscheint die Annahme, daß es sich in dieser Gegend um Rückbildungen handelt, berechtigt. Im Larvenstadium (Fig. 58, 59) spielt der einfach gestaltete Knorpelschädel immerhin noch eine sehr große Rolle, und die oben für den Wirbeltierschädel im allgemeinen aufgestellte Einteilung in eine *Regio occipitalis*, *auditiva*, *temporo-orbitalis* und *nasalis* tritt hier aufs deutlichste hervor. Eine interorbitale Einschnürung des Schädelrohres findet nicht statt, und das Gehirn erstreckt sich, seitlich von knorpelig knöchernen Seitenwänden flankiert, zwischen den beiden Augenhöhlen hindurch bis zur Riechkapsel, wo es in der *Regio ethmoidalis* zu einem häutigen (Tritonen) oder knorpeligen (*Salamandra*), von den Riechnerven durchbohrten Abschluss des *Cavum cranii* kommt (platybasischer Schädelcharakter). Wie bei Teleostiern, so unterscheidet man auch bei Amphibien, und im vorliegenden Falle speziell bei Urodelen, an der seitlichen (orbitalen) Schädelwand eine hintere und eine vordere Partie. Letztere kann in wechselnder Ausdehnung als

„Orbitosphenoid“ verknöchern. Die hintere, gewöhnlich als „Alisphenoid“ bezeichnete Partie hat mit den Alae temporales des Keilbeines der Mammalia nichts zu schaffen, und deshalb ist jene Bezeichnung eine ganz unpassende (Fig. 58, 61).

Im Hinblick auf das bereits über die Regio occipitalis Mitgeteilte wird man es begreiflich finden, daß der betreffende Skelettkomplex keine große Ausdehnung besitzen kann. Die an einen Wirbelbogen erinnernden Occipitalia (Pleurooccipitalia) um-

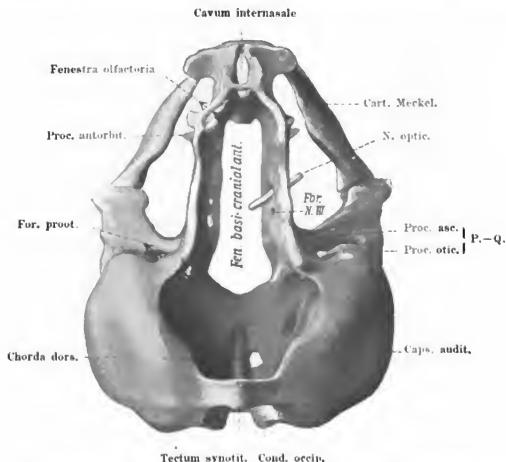


Fig. 48. Primordiales Neurocranium und Kieferbogen einer 2 cm langen Larve von *Triton taeniatus*. Typus eines platybasischen Primordialcranium. Nach einem Originalplattenmodell von E. Gaupp. Das Modell ist bei 50 facher Vergrößerung hergestellt, die Abbildung auf die Hälfte verkleinert, gibt somit die wirklichen Verhältnisse in 25 facher Vergr. wieder.

(Die Lücke in der Basalplatte neben der Chorda dorsalis zeigt den beginnenden Verfall der Basalplatte an.)

greifen von beiden Seiten her das Foramen occipitale und fließen abwärts zu einer occipitalen Basalplatte zusammen, die, was für sämtliche Amphibien charakteristisch ist, nach hinten in zwei Gelenkhöcker (Condyl. occipitales) zur Verbindung mit der Wirbelsäule vorspringt. Sie entspricht phylogenetisch einer Summe reduzierter Wirbel¹⁾.

Die beiden, selbständig sich anlegenden, später aber nach Entstehung des Prooticum mit dem Pleurooccipitale zusammenfließenden Ohrkapseln sind dorsalwärts durch eine schmale Knorpelspange mit-

¹⁾ Vergl. den Säugetierschädel, wo analoge Verhältnisse vorliegen.

einander verbunden, welche man früher unpassenderweise als Supra-occipitale bezeichnete. Ungleich treffender ist die Bezeichnung

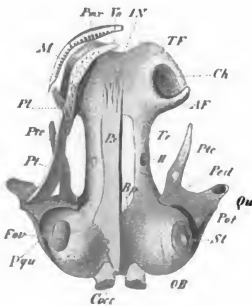


Fig. 59.

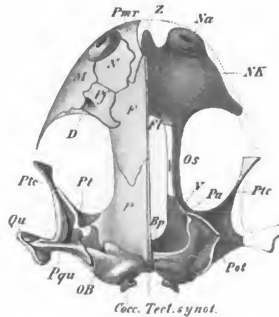


Fig. 60.

Fig. 59. Schädel eines jungen Axolotls (Ventralansicht).

Fig. 60. Schädel von *Salamandra atra*. (Erwachsenes Tier, Dorsalansicht).

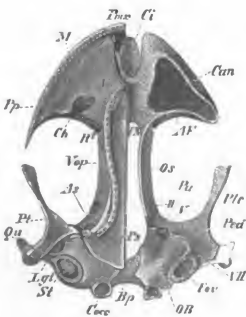


Fig. 61.

Fig. 61. Schädel von *Salamandra atra*. (Erwachsenes Tier, Ventralansicht.) As hinterer Teil der Randspange „Alisphenoid“, Bp knorpelige Basilarplatte zwischen den beiden Ohrblasen, Can Cavum nasale, Ci Cavum intermaxillare, Coc Condylus occipitalis, Fl Durchschnittsöffnung für den Riechnerven, For Fenestra ovalis, welche auf der einen Seite vom Stapes (St) verschlossen dargestellt ist, F, P Frontale und Parietale, II Opticus, IN Internasale, welche seitlich zu den die Choane begrenzenden Fortsätzen (TF und AF) auswächst, Lgt Bandapparat zwischen letzterem und dem Suspensorium des Unterkiefers, M Maxillare, Na Nasale, Na äußere Nasenöffnung, NK Nasenkapsel, Ob Ohrblase, Os Orbitosphenoid, Pa Proc. ascendens des Quadratum, Ped Pediculus des Quadratum, Pp Praefrontale, bei D vom Tränen-Nasengang durchbohrt, Pt Palatinum, Pmx Praemaxillare, Pot Processus

oticus des Quadratum, Pp Gaumenfortsatz des Palatinum, Pqu Paraquadratum, Ps Parasphenoid, Pt knöchernes Pterygoid, Pte knorpeliges Pterygoid, Qu Quadratum, Rt Eintrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini in die Nasenkapsel, St Stapes oder Operculum, Tect. synot. „Tectum synoticum“, Tr Trabekel, V Trigeminiusloch, VII Facialisloch, Vo Vomer, Vop Vomero-palatine, Z zungenartiger Knorpelauswuchs der Internasale (Ci) fungiert (Fig. 61). NB. Auf Fig. 61 befindet sich rechterseits zwischen dem Condylus occipitalis und der Ohrblase fälschlicherweise eine Trennungslinie. Links sind die Verhältnisse richtig dargestellt.

Tectum synoticum. Diese Knorpelpartie ist als ein Rest der ausgedehnten knorpeligen Schädeldecke der Selachier zu betrachten und erhält sich von jetzt an durch die ganze Reihe der Vertebraten bis zu

den Säugern hinauf, wo sie, wie übrigens auch schon bei den Vögeln, unter dem Einfluß des Gehirns nicht nur eine ganz besonders große Entfaltung, sondern auch eine Lageänderung (Umlegung nach hinten) erfährt.

Die stets stark entwickelten, schon in frühen Perioden der Larvenzeit mit den basalen Knorpelplatten zusammenfließenden Ohrblasen oder Ohrkapseln (Fig. 59, 60, *OB*), an deren knöchernem Aufbau das Prooticum (vergl. die Teleostier) hervorragenden Anteil nimmt, lassen, wie bei Selachiern und Dipnoërn, die Bogengänge äußerlich deutlich hervortreten, zeigen aber im übrigen eine den Fischen gegenüber neue und sehr wichtige Einrichtung, nämlich eine nach außen und abwärts schauende Öffnung, die *Fenestra ovalis s. vestibuli* (Fig. 59, 60 *For.*). Sie wird von einem durch Bandmassen, oder auch durch Knorpel oder Knochen an das Quadratum und Paraquadratum befestigten Knorpeldeckel, der sog. Stapesplatte (*St*) oder dem Operculum verschlossen und soll uns bei der Anatomie des Gehörorgans wieder beschäftigen. Jene zwischen Stapesplatte und Quadratum, resp. Paraquadratum sich erstreckende Brücke heißt *Columella* und entspricht zusamt dem Operculum in phylogenetischer Beziehung dem oberen Abschnitt des Hyoidbogens. Ontogenetisch ist von diesen Beziehungen nichts mehr nachzuweisen, sondern es handelt sich sowohl für die *Columella* als auch für das Operculum hinsichtlich der Entstehung um Differenzierungsprozesse im Bereich der Labyrinthkapsel.

Vom Bau der stets gut entwickelten, teils selbständig, teils von den Trabekeln aus entstehenden Nasenkapseln wird beim Geruchsorgan wieder die Rede sein.

Von vorne und auch z. T. noch seitlich wird die Schnauzengegend vom Zwischenkiefer (Fig. 59, 60, 61 *Pmx*) umrahmt. Eine in der Regel vorhandene, medianwärts liegende, vom Zwischenkiefer entweder eingeschlossene, oder doch begrenzte Höhle wird als *Cavum intermaxillare* bezeichnet, könnte aber, da sie in dem vom Zwischenkiefer gebildeten (hohlen) *Nasenseptum* liegt, ebenso gut *Cavum internasale* genannt werden. In anderen Fällen, wo es sich um ein solides Septum handelt, von welchem später noch einmal die Rede sein wird, fehlt die Drüse¹⁾.

Betrachten wir nun die Knochen, welche uns bei einer Dorsalansicht des Urodelenschädels entgegentreten, und legen wir dabei die Fig. 60 zugrunde. — Um vorne in der Schnauzengegend zu beginnen, so begegnen wir zunächst dem bereits erwähnten (paarigen) Zwischenkiefer (*Pmx*), der mit seinen aufsteigenden Fortsätzen das Nasenloch (*Na*) begrenzen hilft. Weiteren Anteil daran nehmen das Nasale (*N*) und lateralwärts das Maxillare (*M*), d. h. der Oberkiefer mit dem lateral an der Nasenkapsel liegenden *Septomaxillare* (s. später). Dieses umrahmt zusammen mit dem *Praemaxillare* von oben her die Mundspalte (Fig. 59, 60, 61).

Zwischen dem Nasale und dem Maxillare erscheint dorsalwärts das *Praefrontale* (*Pf*), mehr medianwärts das Frontale und nach hinten von diesem das Parietale, welches sich z. T. über die Ohrkapsel herüberschiebt.

¹⁾ Ganz abweichend ist das Verhalten der Nasenkapseln von *Menobranchus* (*Necturus*) und *Proteus*, insofern sie aus einem zierlichen, aus Knorpel gebildeten Gitterwerk bestehen, das mit dem übrigen Schädel nur bindegewebig zusammenhängt.

Am Dach der Mundhöhle, resp. an der Formierung der Basis cranii spielt weitaus die größte Rolle das lange und platte Parasphenoid, welches zuweilen noch bezahnt sein kann (Erinnerung an die Fische). Es entsteht von der Schleimhaut aus, reicht von der Occipitalgegend bis weit hinein in die basale Region der Nasenkapseln, wird ventral von der bei erwachsenen Urodelen zu einer Masse verschmolzenen, nach verschiedenen Gruppen aber sehr verschiedenartig sich verhaltenden und bezahnten Vomero-Palatin-spange überlagert und schließt die basikraniale vordere Fontanelle von unten ab (Fig. 61, *Vop.*). Der eigentliche Vomer-Bezirk beherrscht, unter Zusammenstoß mit dem bezahnten Maxillare und Praemaxillare, den Grund der Nasenkapsel, die dadurch eine bedeutende Festigung erfährt (*Vo.*). Am hinteren (orbitalen) Rand dieses Knochenbezirktes liegen die Choanen (*Ch*), die hier bei Urodelen, wie man sieht, bereits viel weiter nach hinten verschoben erscheinen, als bei Dipnoërn.

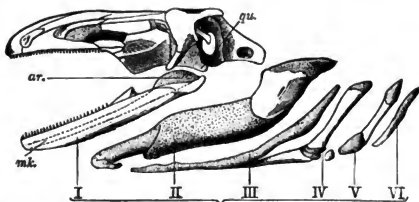


Fig. 62. Kopfskelett von *Menopoma*. *ar* Articulare, I Mandibula, II Hyoid, III—VI Kiemenbogen, *mk* Meckel'scher Knorpel, vom Dentale umhüllt, *qu* Quadratum, vom Paraquadratum überlagert.

Was nun endlich den Suspensorial-Apparat für den Unterkiefer betrifft, so zeigt er sich viel einfacher gebaut, als bei Fischen. Er besteht nämlich bei Urodelen einzig und allein aus dem Quadratum, resp. Palatoquadratum, welches in der Regel vier typische Fortsätze zeigt: 1. den Processus oticus zur Verbindung mit dem Boden der Ohrkapsel, 2. die als „Pediculus“, „Stiel“ oder Palatobasalfortsatz bezeichnete Verbindung mit dem Boden der Ohrkapsel nahe dem vorderen Ende desselben, 3. den Processus ascendens, der sich vor der Ohrkapsel mit der Schädelseitenwand verbindet, und 4. den Processus pterygoideus, der vom Vorderrand des Quadratum aus in horizontaler Lage nach vorn zieht und vom Pterygoid basal gedeckt wird.

Das Quadratum verwächst sekundär mit dem Schädel und wird von außen her durch einen Belegknochen, das Paraquadratum, gedeckt. Ein Squamosum ist bei den recenten Amphibien bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

Alle diese Knochen, mit Ausnahme des Quadratum, werden als Deckknochen angelegt, während das Pleurooccipitale, das Prooticum, das Columellare und das sog. Orbitosphenoid, welches perichondral entsteht, als Ersatzknochen zu betrachten sind.

Die Schläfengegend ist bei den Urodelen entweder unbedeckt oder von einem (oberen) Jochbogen überspannt. Dieser bildet sich durch Vereinigung von Fortsätzen des Paraquadratum und des Frontale

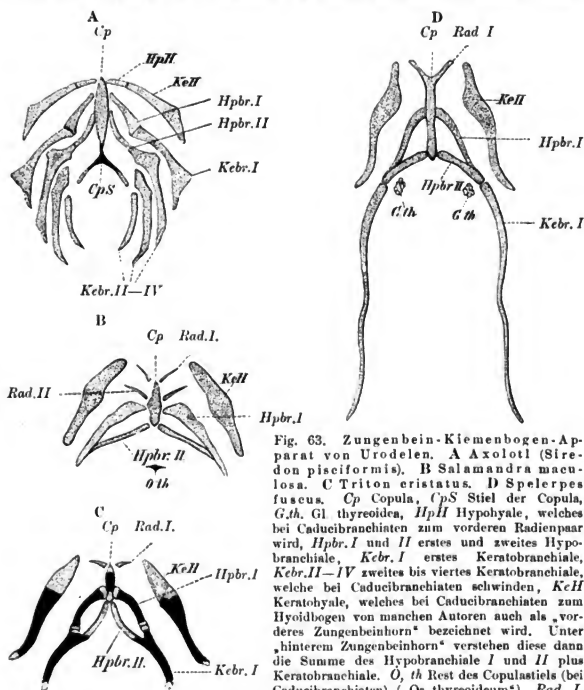


Fig. 63. Zungenbein-Kiemebogen-Apparat von Urodelen. A Axolotl (*Siredon pisciformis*). B *Salamandra maculosa*. C *Triton cristatus*. D *Spelerpes fuscus*. Cp Copula, CpS Stiel der Copula, G.th Gl. thyroidea, HpH Hypophyale, welches bei Caducibranchiaten zum vorderen Radienpaar wird, Hpbr.I und II erstes und zweites Hypobranchiale, Kebr.I erstes Keratobranchiale, Kebr.II-IV zweites bis viertes Keratobranchiale, welche bei Caducibranchiaten schwinden, KeH Keratohyale, welches bei Caducibranchiaten zum Hyoidbogen von manchen Autoren auch als „vorderes Zungenbeinhorn“ bezeichnet wird. Unter „hinterem Zungenbeinhorn“ verstehen diese dann die Summe des Hypobranchiale I und II plus Keratobranchiale. O.th Rest des Copulastiels (bei Caducibranchiaten) („Os thyroideum“), Rad. I.

vorderes Radienpaar = Hypophyale, welches sich bei Caducibranchiaten während der Metamorphose vom ersten Keratohyale ablöst, Rad. II, hinteres Radienpaar, eine Neubildung, welche bei *Salamandra* während der Metamorphose entsteht (Bügelform bei *Amblystoma* u. a.) (Die Bezeichnungen sind nach Drüner gewählt).

und deutet auf die Reduktion früher stärker ausgebildeter Knochenmassen (Stegocephalen) zurück.

Mit Ausnahme des Unterkiefers, wo sich in der Regel als Deckknochen ein Dentale, ein Operculare und ein Angulare, sowie als Ersatzknochen ein Articulare und ein Mentomandibulare¹

¹) Es handelt sich bei den beiden letzteren um Verknöcherungen des proximalen und distalen Abschnittes des Meckel'schen Knorpels.

entwickeln, unterliegt das Viszeralskelett des Schädels bei den verschiedenen Urodelen Gruppen sehr verschiedenen Modifikationen. In seiner Grundform, wie sie uns noch bei Larven entgegentritt, besteht es aus sechs Viszeralbogen, wovon der vorderste dem Unterkiefer entspricht. Die drei kaudalen Bogen bilden sich bei Salamandrinen bis auf unbedeutende Reste zurück, während die vorderen Bogen bei den verschiedenen Gruppen sehr verschiedene Modifikationen erleiden.

Amphibia apoda (Gymnophionen).

Das Chondrocranium der Larve zeigt im Vergleich mit dem der übrigen Amphibien starke Reduktionsverhältnisse, stimmt aber in seinem Grundplan mit dem der Urodelen im wesentlichen überein. Der Schädel erwachsener Tiere dagegen zeigt, in Anpassung an die unterirdische, wühlende Lebensweise manche Besonderheiten, wie z. B. einen viel ausgedehnteren Ossifikationsprozeß und infolgedessen eine große Festigkeit der einzelnen, häufig miteinander synostotisch verbundenen Knochen.

Über die genaueren Details s. meine Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. VI. Aufl. 1906.

Ungeschwänzte Amphibien.

Das Kopfskelett der Anuren hat beim ausgewachsenen Tier viel Übereinstimmendes mit dem der Urodelen, weicht aber doch in manchen Punkten wesentlich davon ab. Dies gilt vor allem für die viel kompliziertere Entwicklung und für das zu weit größerer Ausbildung gelangende primordiale Chondrocranium, welches auch nach Ablauf der Larvenzeit in viel bedeutenderem Umfang persistiert. Die Knochen erreichen also hier nicht in dem Maße das Übergewicht, wie bei Urodelen und sind auch, da die Stirn und Scheitelbeine jederseits in der Regel miteinander zusammenfließen, weniger zahlreich.

In funktioneller Anpassung an die Ernährungsverhältnisse existiert in der Larvenzeit ein, mit Hornzähnen ausgestatteter Saugmund, und damit hängt auch wohl die um jene Zeit weit rostralwärts gerichtete Verbindungsstelle der Palatoquadratspange mit dem Unterkiefer zusammen. Erst bei der, mit bedeutenden Zerstörungs- und Umbildungsprozessen verknüpften Metamorphose richtet sich das Palatoquadratum allmählich weiter nach hinten und verursacht dadurch, unter gleichzeitiger Umwandlung des larvalen in den definitiven Kieferapparat, eine wesentliche Verbreiterung der Mundspalte. Hand in Hand damit wachsen die Oberkieferspangen viel weiter nach hinten aus, als bei Urodelen und verbinden sich durch ein kleines Mittelstück (Quadrato-jugale s. Quadrato-maxillare) mit dem Quadratum. Dadurch entsteht ein unterer Jochbogen; ein oberer (im Sinne der Urodelen vergl. diese) zeigt sich bei Anuren nirgends entwickelt. Das Palatoquadratum hängt nach vorne zu mit der knorpeligen, außerordentlich kompliziert gebauten Nasenkapsel durch einen Processus pterygoideus zusammen.

Einen wichtigen Fortschritt sehen wir beim Gehörorgan angebahnt, insofern es bei Raniden zum erstenmal zur Ausbildung

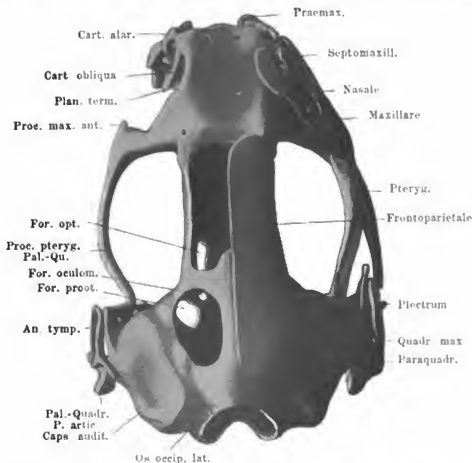


Fig. 64. Oberschädel eines jungen umgewandelten Frosches (*Rana fusca*) von 2 cm Länge. Linkerseits sind die Deckknochen fortgelassen. Dorsalansicht. Nach einem bei 25 Vergr. hergestellten Plattenmodell von E. Gaupp (von Fr. Ziegler-Freiburg kopiert) Verhältnis der Abbildung zum Modell = 4:9; die Abbildung entspricht also einer ca 11fachen Vergr. der natürl. Größe. Blau: Knorpel. Grau: Ersatzknochen. Gelb: Deckknochen.

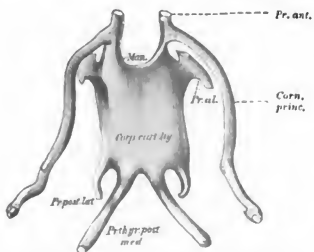


Fig. 66. Modell des Zungenbeinknorpels eines jungen Frosches von 2 cm Länge. Dorsalansicht. E. Gaupp.

einer Paukenhöhle (Cavum tympani) kommt, welche nach außen durch ein, in einen knorpeligen Annulus tympanicus eingelassenes Trommelfell abgeschlossen ist¹⁾. Sie steht mit dem Rachen durch eine sogen. Ohrtrumpete (Tuba auditus) in Verbindung.

Über alles weitere, wie z. B. über die Form und Lage der einzelnen Kopfknochen, sowie über den, bei der Metamorphose eine starke Reduktion erfahrenden Hyobranchialapparat vergl. die Abbildung.

¹⁾ Der Annulus tympanicus ist genetisch auf das Palatoquadratum zurückzuführen.

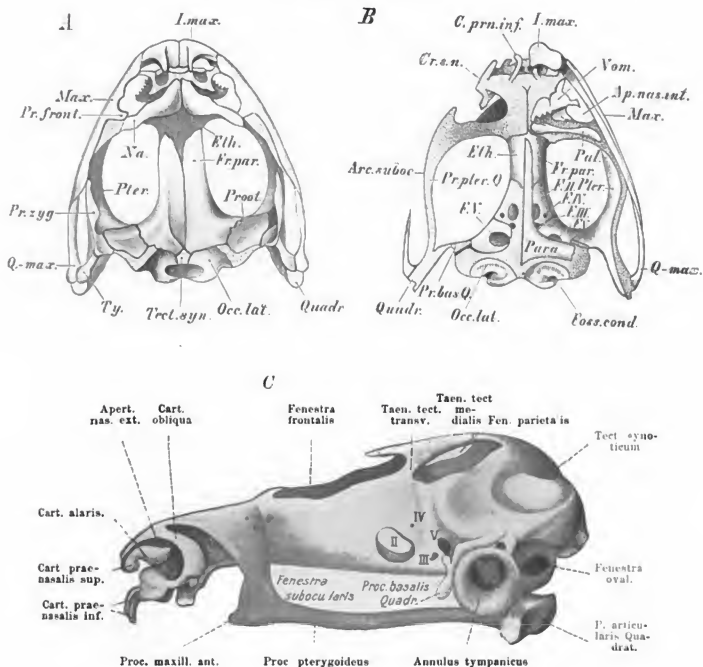


Fig. 65. A Dorsale Ansicht des Schädels von *Rana esculenta*. Zweimal natürliche Größe. B Ventrale Ansicht desselben, nach Entfernung der Deckknochen auf der rechten Seite. Zweimal natürl. Größe. C Seitenansicht des Primordialcranium einer jungen *Rana fusca*. Nach einem bei 25 facher Vergrößerung hergestellten Modell einer *R. fusca* von ca. 2 cm Länge; verkleinert. Operculum und Columella auris weggenommen. Das Cranium ist als einheitlich knorpelige Masse dargestellt; auf die noch wenig umfänglichen Verknöcherungen ist keine Rücksicht genommen. Alle drei Figuren aus Ecker und Wiedersheim's „Anatomie des Frosches“, III. Aufl. bearb. von E. Gaupp. *Ap. nas. int.* Apertura nasalis interna, *Arc. suboc.* Arcus subocularis; *C. prn. inf.* Cartilago praenasalis inferior, *Cr. an.* Crista subnasalis, *Cond. occ.* Condylus occipitalis, *Eth* Ethmoid, *FII—IV* Austrittsstelle des II., III. und IV. Hirnnerven, *Foss. cond.* Fossa condyloidea, *Fr. par.* Fronto-parietale, *I. max* Inter. s. Praemaxillare, *Max* Maxillare, *Na* Nasale, *Occ. lat.* Occipitale laterale, *Pal* Palatinum, *Para* Parasphenoid, *Pr. front.* Processus frontalis des Maxillare, *Proot.* Prooticum, *Pr. zyg.* Processus zygomaticus, *Pr. bas. Q.* Processus basalis Quadrati, *Pr. pter. Q.* Processus pterygoideus Quadrati, *Pter* Pterygoid, *Qu. max.* Quadrato-maxillare, *Quadr* Quadratum, *Ty* Tympanicum, *Vom* Vomer.

D. Reptilien.

In der Reihe der Reptilien erfährt das Kopfskelett, was die einzelnen Knochen und Knochenterritorien betrifft, eine außerordentlich reiche und mannigfache Ausgestaltung, und wenn auch im einzelnen viele und bedeutsame Unterschiede dem Amphibienschädel gegenüber bestehen, so sind doch die Grundzüge des letzteren, zumal bei Sauriern, deutlich nachweisbar.

Auf der anderen Seite aber muß auch hier schon auf die vielfachen Ähnlichkeiten hingewiesen werden, welche zwischen dem Kopfskelett der Saurier und demjenigen der Vögel bestehen.

Trotz dieser Übereinstimmung im Grundplan des Amphibien- und des Reptilien-Schädels muß aber doch eingeräumt werden, daß keine einzige der recenten Amphibienformen direkt zu den Reptilien hinüberleitet, während sich andererseits Auknüpfungspunkte bei fossilen Formen, wie z. B. bei *Stegocephalen*, nicht verkennen lassen. Auch *Hatteria* gehört hierher.

Um nun in der Fülle des Materiales einen klaren Überblick zu ermöglichen, werde ich im folgenden zunächst Gesichtspunkte mehr allgemeiner Art, soweit sie für alle Reptilien-Gruppen, bzw. für die Amnioten überhaupt in Betracht kommen, aufstellen und dann erst die Schilderung der einzelnen Abteilungen folgen lassen. Wenn ich dabei das Hauptgewicht auf den Saurierschädel lege, so geschieht dies erstlich einmal aus dem Grund, weil derselbe den Typus des Reptilienschädels in reinsten Form repräsentiert und zweitens deshalb, weil er nicht nur anatomisch, sondern auch genetisch am besten durchgearbeitet ist und dadurch unserem Verständnis am nächsten liegt.

Das knorpelige Primordialeranium spielt, abgesehen von der Naso-Ethmoidal-Region bei Reptilien in der Regel in nachembryonaler Zeit keine große Rolle mehr, und nicht überall legt es sich in jenen breiten, zusammenhängenden Knorpelkomplexen mehr an, wie wir ihnen am Schädel gewisser Amphibien begegnen.

Vielfach, wie z. B. bei Sauriern (*Lacerta*), handelt es sich deshalb um Fensterbildungen, d. h. um häufig ausgefüllte Durchbrechungen des Korpels, kurz um mannigfache Reduktionen. Diese Minderwertigkeit des Chondrocranium wird allerdings durch Deckknochen zum Teil später kompensiert, und da auch sonst der Verknöcherungsprozeß eine große Rolle spielt, so macht der fertige Reptilien-Schädel im allgemeinen einen festen und soliden Eindruck.

Die bei Amphibien noch rein horizontal verlaufende, cerebronasale Achse erfährt allmählich eine Art von Beugung oder Knickung, derart, daß sie von der Interorbitalgegend aus von hinten (kaudal) und oben (dorsal) nach vorne abwärts verläuft. Aus diesem bei den Hauptgruppen der Reptilien allerdings in wechselndem Grade sich ausprägenden Verhalten resultiert vor allem eine verschiedene Lagebeziehung der, wesentlich in der Sagittalen erweiterten, Nasenhöhle zur Schädelhöhle. Beim Säugetierschädel wird dies in Wort und Bild noch weiter ausgeführt werden.

Was die craniovertbrale Verbindung betrifft, so hat sie sich den Amphibien gegenüber um drei Wirbel verschoben, mit anderen

Worten: beim Reptilschädel sind zu dem bei Amphibien allein nachweisbaren, einzigen Occipitalsegment drei neue Segmente hinzugekommen. Infolgedessen liegen hier die drei Hypoglossuswurzeln, welche den drei ersten, freien Spinalnerven der Amphibien entsprechen, noch im Bereich des Schädels, und dabei möchte ich ausdrücklich betonen, daß die cranio-vertebrale Grenze bei allen Amnioten an gleicher Stelle liegt.

In embryonaler Zeit schließt die occipitale Basalplatte, von der gleich noch weiter die Rede sein wird, median mit einer leichten Einziehung ab, neben der zwei flache Höcker kaudalwärts prominieren. Jene Einziehung gleicht sich später nicht nur wieder aus, sondern es tritt an ihre Stelle ein einheitlicher, unpaarer Condylus occipitalis, der die atlanto-occipitale Verbindung vermittelt. Dieser monokondyle Typus des Hinterhauptgelenkes ist (im Gegensatz zu Amphibien und Säugern) typisch für Reptilien.

Saurier.

Die Orbito-temporalregion besitzt bei *Lacerta* den tropibasischen Charakter sehr ausgesprochen, d. h. man kann einen hinteren Abschnitt mit weiter Schädelhöhle und einen vorderen Teil unterscheiden, in dem ein hohes Septum interorbitale zur Ausbildung kommt, das Cavum cerebrale aber auf eine enge, supraseptal gelegene Pars olfactoria reduziert ist. In dieser Partie verlaufen die hoch dorsalwärts hinaufgerückten Riechnerven.

Die occipitale und die Labyrinthregion, sowie ein beschränkter Teil der Orbito-temporalgegend verknöchern; im größten Teil der letzteren dagegen, sowie in der ganzen Ethmoidalregion erhält sich das knorpelige Primordialcranium zeitlebens. In der Hinterhauptsgegend treten ein Basioccipitale und zwei Pleurooccipitalia auf. Dorsal wird die Occipitalspange durch ein Supraoccipitale geschlossen, und schon frühzeitig verschmilzt das Pleurooccipitale jeder Seite mit dem Opisthoticum zu einem Otooccipitale. In der Ohrkapsel tritt als weitere selbständige Verknöcherung ein Prooticum auf. Nach vorne an das Basioccipitale schließt sich ein Basisphenoid, und diese beiden Knochen, zusamt dem Supraoccipitale sind den recenten Amphibien gegenüber als neu hinzugekommene Elemente zu betrachten.

Am Dach der Mundhöhle entsteht (gilt für *Lacerta*) noch ein Parasphenoid, es fließt aber schon in embryonaler Zeit mit dem Basisphenoid zusammen. Da nun letzteres auch mit dem Basioccipitale und mit den otischen Knochenbezirken verschmilzt, so handelt es sich beim erwachsenen Tier um einen einheitlichen Knochen (*Os basilare commune*), der die verschiedensten Elemente in sich schließt. Überall kommen dabei Ersatz-Knochen in Betracht, und ein solcher bildet sich auch im Bereich der trabekularen, bez. der orbitalen Schädelregion als sogenanntes Orbitosphenoid.

Auch das Quadratum und das aus einer Ossifikation des Processus ascendens des Palatoquadratum hervorgehende, das Scheitelbein mit dem Pterygoid verbindende Antipterygoid (*Columella* aut.), sowie endlich der Stapes gehören in die Kategorie der Ersatzknochen. Der Stapes bildet den medialen Abschnitt der *Columella*,

der laterale Teil derselben wird durch die knorpelige, in das Trommelfell eingelassene Extra-Columella repräsentiert¹⁾.

Bevor ich nun die Deckknochen schildere, verweise ich noch auf jenen bilateral symmetrischen Fortsatz des Basisphenoids, welcher

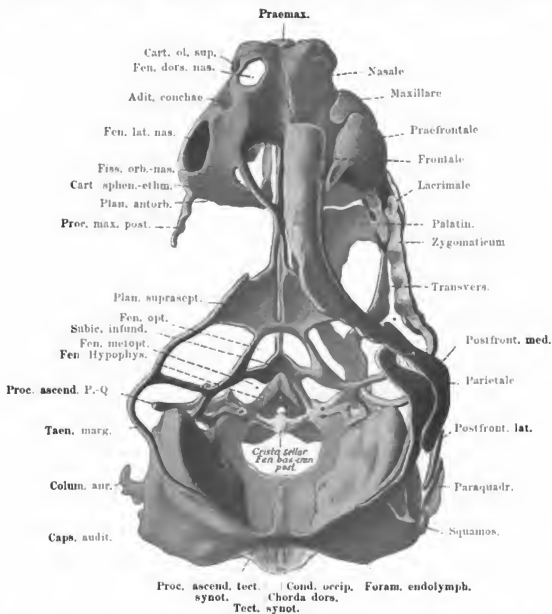


Fig. 67. Schädel eines 47 mm langen Embryos von *Lacerta agilis*. Auf der linken Seite sind die Deckknochen entfernt. Nach einem bei 50facher Vergrößerung hergestellten Plattenmodell von E. Gaupp (kopiert von Fr. Ziegler-Freiburg). Verhältnis der Abbildung zum Modell = 1:3. Ansicht von der Dorsalseite; Quadratum linkerseits fortgelassen. (Rechterseits ist eine Supratrabekularspange vorhanden; linkerseits nicht).

auf der Abbildung 68 als *Processus basiptyergoideus* bezeichnet ist und welcher mit dem Pterygoid in gelenkiger Verbindung steht. Wahrscheinlich ist derselbe als der Vorläufer jenes Skelettstückes zu betrachten, welches im Säugetierschädel als *Ala temporalis ossis sphenoides* eine wichtige Rolle zu spielen berufen ist.

¹⁾ Beide Columella-Abschnitte sind hyalinen Ursprungs, und der Stapes entspricht zweifellos dem Operculum plus Columella der Amphibien. Die Paukenhöhle kommuniziert durch die Eustach'sche Röhre mit der Rachenröhre. Bezügl. dieses Punktes, sowie des peri- und endolymphatischen Systems vergl. das Gehörorgan.

Die Zahl der im Bereich des Oberschädels entstehenden Deckknochen ist eine sehr große. Ich lasse hier ihre Namen folgen und verweise bezüglich des weiteren auf die Figuren 67, 68, 69.

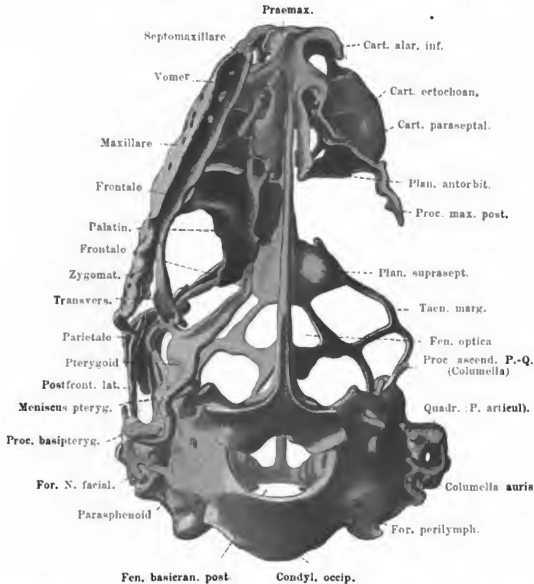


Fig. 68. Dasselbe Modell wie Fig. 67 von der Ventralseite. Quadratum linkerseits mitdargestellt.

Es gehören zu den Deckknochen:

Parietale¹⁾, Frontalia, Nasalia, Squamosa, Praefrontalia, Septomaxillaria²⁾, Postorbitalia, Zygomatica, Lacrimalia, Paraquadrata, Parasphenoid, Praemaxillare, Maxillaria, Vomeres, Palatina, Pterygoidea, (Deckknochen des Palatoquadratum), Transversa. Die vier letztgenannten

¹⁾ Das Parietale entsteht ursprünglich paarig und fließt erst später von beiden Seiten zusammen. Das sogen. Scheitelloch deutet noch auf die ursprüngliche Trennung in zwei Hälften zurück.

²⁾ Das Septomaxillare entsteht in der Nasenkapsel als Dach über dem Jakobson'schen Organ (s. d.). Es entspricht wohl dem gleichbenannten Skelettelement an der lateralen Nasenwand der Amphibien, hat sich aber diesem gegenüber tiefer ins Innere der Nasenkapsel hinein ausgedehnt.

Dahin gehören: Supraorbitale, Supraocularia, Superciliaria, Knochen des Schläfenpanzers.

Sie entstehen erst spät in der Embryogenese und stellen Verknöcherungen des Corium dar.

Im Gebiet des Unterkiefers entstehen: das Articulare als

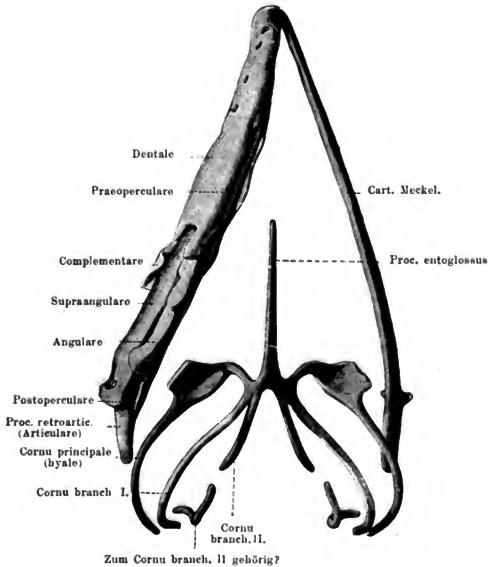


Fig. 70. Unterkiefer und Hyobranchialskelett eines 47 mm langen Embryo von *Lacerta agilis* von der Ventralseite. Ersatzknochen grau. Nach einem bei 50 facher Vergr. hergestellten Plattenmodell von E. Gaupp (kopiert von Fr. Ziegler-Freiburg) Verhältnis der Abbildung zum Modell = 1:3.

Ersatzknochen, das Dentale, Angulare, Supraangulare, Praeoperculare, Complementare als Deckknochen.

Am Hyobranchialskelett unterscheidet man bei *Lacerta* vier von der Copula ausgehende Fortsätze, einen unpaaren, rostralwärts sich erstreckenden Proc. lingualis entoglossus und drei paarige Fortsätze, die von vorn nach hinten als Cornu principale (hyale) und als Cornu branchiale I und II zu bezeichnen sind (Fig. 70).

Krokodile.

Das neurale Primordialcranium ist weniger gefenestert, und ein Processus basiptyergoideus kommt nicht zu voller Ausbildung, während das Septum interorbitale, welches sich mit seinem ventralen Rand zwischen die vorderen Hälften beider Trabekel einkeilt, zu bedeutender Entwicklung gelangt.

Die Knochen sind kräftiger, und ihr Zusammenschluß wird ein viel festerer als bei Sauriern. Das Quadratum verbindet sich

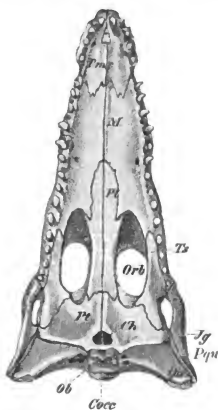


Fig. 71.

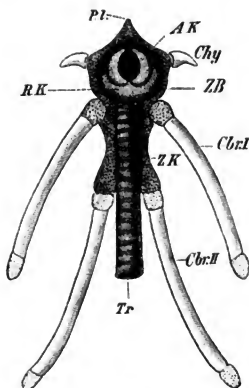


Fig. 72.

Fig. 71. Schädel eines jungen Krokodils, ventrale Ansicht. Ch Chonnen, Cocc Condylus occipitalis, Jy Jugale, M Processus palatinus des Maxillare, Ob Occipitale basillare, Orb Orbita, Pl Palatinum, Pmt Praemaxillare, Pqu Paraquadratum, Pt Pterygoideum, Qu Quadratum, Tr Os transversum.

Fig. 72. Kehlkopf und Zungenbein-Kiemenbogenapparat von *Emys europaea*. AK Aryknorpel, Cbr. I, Cbr. II Cornu branchiale I und II, Chy. Cornu hyale, Pl. l. Processus lingualis, RK Ringknorpel, Tr Trachea, ZB Orale Verbreiterung des Zungenbeinkörpers, ZK (Copula).

mit den benachbarten Knochen (monimostyler Typus). Infolgedessen verbinden sich auch die Palatina und Pterygoidea sehr fest mit den Knochen der Schädelbasis.

Sie erfahren eine besondere Verwendung zur Umschließung des Nasenracheneinganges und zur Bildung eines knöchernen sekundären Gaumens (Fig. 71).

Die Ersatz- und Deckknochen stimmen im allgemeinen mit denjenigen der Saurier überein, und auch die Verknöcherung des Unterkiefers erfolgt nach demselben Modus.

Das Hyobranchialskelett ist sehr reduziert und besteht nur aus einem Zungenbeinkörper mit einem einzigen, ihm seitlich ansitzenden Horn, über dessen Bedeutung (ob Hyale oder Cornu branchiale I) noch Unklarheit herrscht.

Schildkröten.

Das neurale Primordialcranium stimmt im wesentlichen mit dem der Saurier und Krokodile überein. Dasselbe gilt für die Ersatzknochen, und zwar sowohl nach Zahl als nach topographischer Anordnung, jedoch bleibt das Opisthoticum selbständig und verschmilzt nicht mit dem Pleurooccipitale. Was die Deckknochen betrifft, so bleiben die Parietalia getrennt. Das Nasale fehlt den meisten Schildkröten, und das Praemaxillare ist meist paarig, während der Vomer unpaar ist.

Ein Parasphenoid ist bis jetzt nicht nachgewiesen. Wie bei Krokodilen, so verbindet sich auch bei Schildkröten das Quadratum

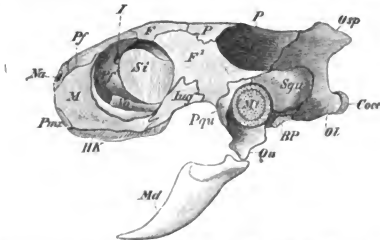


Fig. 73. Schädel einer jungen Sumpfschildkröte (*Emys europaea*). Seitliche Ansicht. *Bp* Knorpelnaht zwischen Basisoccipitale und Basisphenoid, *Coc* Condylus occipitalis, *F* Frontale, *F¹* Postfrontale, *HK* Hornscheiden, *I* Eintrittsöffnung des N. olfactorius in die Nasenhöhle, *Iug* Jugale, *M* Maxillare, *Md* Mandibula, *Mt* Membrana tympani, *Na* äußere Nasenöffnung, *Ol* Occipitale laterale, *Oep* Occipitale superius, welches hier einen Kamm erzeugt, *P* Parietale, *Pf* Praefrontale, welches sich stark am vorderen Abschluß der Augenhöhle beteiligt, *Pmz* Praemaxillare, *Pqu* Paraquadratum, *Qu* Quadratum, *Si* Septum interorbitale, *Squ* Squamosum, *Vo* Vomer.

fest mit den benachbarten Knochen, während der vordere Teil des Proc. pterygoideus sich abgliedert und, verknöchernnd, zu dem Epipterygoid wird.

Die Verknöcherung des Unterkiefers erfolgt in der gewöhnlichen Weise (Fig. 73).

Das Hyobranchialskelett zeichnet sich durch kräftigere Entwicklung aus als bei Sauriern und Krokodilen. Man unterscheidet jederseits drei vom Zungenbeinkörper auslaufende Spangen. Das vorderste kleinste Paar stellt die Cornua hyalia, und die beiden hinteren größeren Fortsätze die Cornua branchialia I und II dar. Ein nach vorne vom Zungenbeinkörper ausgehender kleiner Fortsatz ist der Processus lingualis. Bemerkenswert sind die nahen topographischen Beziehungen des Apparates zu dem oralen Abschnitt der Respiationsorgane (vergl. Fig. 72).

Schlangen.

Von der Entwicklung des Kopfskelettes der Lacertilier weicht die der Schlangen in mehreren Punkten ab. In der Orbito-temporalregion kommt Knorpel fast gar nicht zur Ausbildung; statt dessen übernehmen das Parietale und das Frontale auch die laterale Umschließung des Cavum cranii. Auch in der Ethmoidalregion tritt der Knorpel gegen die Deckknochen stark zurück. Ein weiteres charakteristisches Merkmal liegt darin, daß die Trabekel in der Orbito-temporalgegend nicht zur Verschmelzung, wohl aber zu naher An-

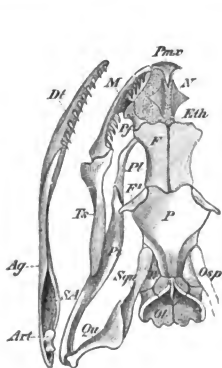


Fig. 74.

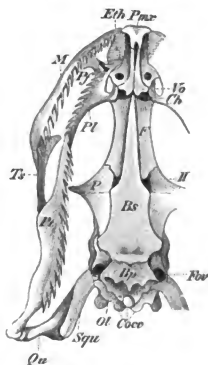


Fig. 75.

Fig. 74 und 75. Schädel von *Tropidonotus natrix*. A von der Dorsalseite, B von der Ventralseite. Ag Angulare, Art Articulare, Bp Basioccipitale, Bs Basisphenoid, Ch Choane, Cocc Condylus occipitalis, Dt Dentale, Eth Ethmoid, F Frontale, Fv Postorbitale, Fov Fenestra ovalis, II Opticusloch, M Maxillare, N Nasale, Ol Occipitale laterale, Ocp Occipitale superius, P Parietale, Pe Petrosum, Pf Praefrontale, Pl Palatinum, Pmx Praemaxillare, Pt Pterygoid, Qu Quadratum, SA Supraangulare, Squ Squamosum, Ts Os transversum, Vo Vomer.

einanderlagerung kommen, woraus auch hier der tropibasische Schädeltypus resultiert.

Ein Interorbitalseptum ist zwar vorhanden, verknorpelt aber nicht und kommt nicht zu so hoher Ausbildung, wie bei den übrigen Reptilien und wie bei Vögeln. Die Verbreiterung der Schädelbasis und die starke Entwicklung der Deckknochen zur Schaffung einer festen Schädelkapsel steht sicherlich in Korrelation mit der Ausbildung des Kiefergaumenapparates (Fig. 74 u. 75).

Während sich die Ersatzknochen ähnlich denen der Saurier verhalten, zeigen die Deckknochen manche Besonderheiten. Die Parietalia, paarig sich anlegend, verschmelzen später miteinander.

Das Quadratum bleibt bei weitmäuligen Schlangen (*Ophidia eurystomata*) in beweglicher Verbindung mit dem Squamosum, und da beide Knochen weit nach hinten und nach außen gerichtet sind, so wird dadurch die Weite der Mundspalte begünstigt.

Diese als funktionelle Anpassung (Nahrungsaufnahme) zu deutende Erscheinung findet noch eine weitere Parallele in dem lose gefügten Pterygo-Palatinbogen und in den mit ihren Vorderenden nicht zur Verwachsung kommenden Unterkieferhälften.

Das Hyobranchialskelett ist auf Hyoidreste reduziert, und selbst diese können verschwinden.

Ehe ich mich nun zur Betrachtung des Vogelschädels wende, möchte ich noch eine Übersicht geben über das Verhalten des Squamosum und Paraquadratum, welche sich bei den verschiedenen Gruppen der Reptilien in verschiedener Weise am Aufbau charakteristischer Spangenbildungen beteiligen. Diese führen den Namen oberer und unterer Jochbogen, und wie bei den Amphibien, so kann man auch bei den Reptilien, resp. bei den Amnioten im allgemeinen, je nach dem Verhalten der Knochen in der Schläfengegend, drei Typen unterscheiden, die ich hier in einer Liste zusammenstelle.

1. der stegokrotaphe Typus (mit bedeckten Schläfen). (*Gymnophionen*, *Stegocephalen*, die primitivsten Reptilien und die Seeschildkröten.)
2. der zygokrotaphe Typus (mit Jochbögen), welcher aus dem stegokrotaphen Typus hervorgegangen zu denken ist. Es handelt sich dabei um einen, oder zwei (unterer und oberer) Jochbögen. Nur einen unteren Jochbogen besitzen: Anuren und Vögel, nur einen oberen: manche Tritonen, die meisten Schildkröten, Saurier, Säuger. Beide Jochbögen besitzen: die Krokodile, *Rhynchocephalen* und manche fossile Reptilien; dazu unter den Urodelen: *Tylototriton*;
3. der gymnokrotaphe Typus (mit ganz freien Schläfen). (Die meisten Urodelen, alle Schlangen, einige Schildkröten, Saurier, Säuger.)

E. Vögel.

Obgleich der Vogelschädel mit dem Schädel der Reptilien, zumal mit dem der Lacertilier, viele Ähnlichkeiten aufweist, so bestehen zwischen beiden doch gewisse Unterschiede, die besonders hervorgehoben zu werden verdienen.

Vor allem zeigt das Neurocranium, entsprechend dem auf höherer Stufe stehenden Gehirn, eine größere Geräumigkeit, und die infolgedessen Platz greifenden Veränderungen prägen sich namentlich

in der Occipital-¹⁾ und Labyrinthregion aus. Für die Schädelform ist auch die Größe der Augen insofern maßgebend, als sie eine Ausweitung des Cavum craniale nach vorne zu verhindert und das Gehirn zwingt, sich nach den Seiten und nach hinten auszudehnen. Daraus resultiert ein Septum interorbitale, und die Vögel zeigen den tropischen Schädeltypus in höchster Ausbildung.

Die Schädelhöhle hat sich bei den Vögeln noch viel mehr, als dies bereits bei gewissen Reptilien angedeutet war, und wie es bei

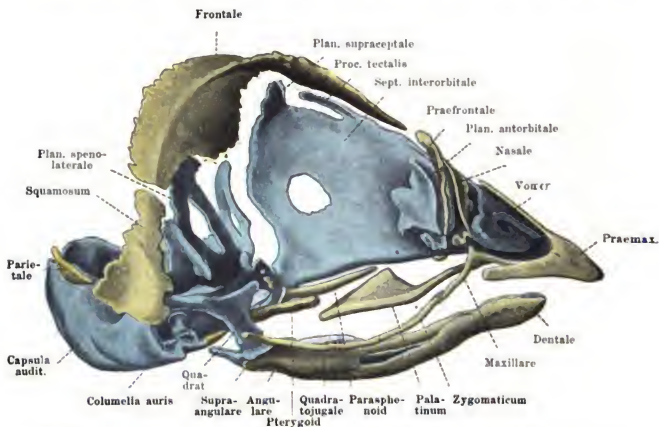


Fig. 76. Schädel eines Huhnembryo von 65 mm Gesamtfadenlänge. Ansicht von der rechten Seite. Linkerseits sind die Deckknochen fortgelassen. Nach einem bei 20facher Vergr. hergestellten Plattenmodell von W. Tonkoff (kopiert von Fr. Ziegler, Freiburg). Verhältnis der Abbildung zum Modell = 4:9.

Säugetern zur höchsten Ausbildung kommt, auf Kosten früher außerhalb des Kopfskeletts gelagerter Teile erweitert.

Im Gegensatz zu den Reptilien besitzen die Vögel eine zarte spongiöse (pneumatische) Knochenstruktur. Die einzelnen Knochen zeigen das Bestreben unter Verstreichung der Nähte zu einer einheitlichen Masse zusammenzufließen, und infolgedessen sind von den in der Embryonalzeit sich anlegenden, außerordentlich zahlreichen Ersatz- und Deckknochen am ausgebildeten Schädel nur wenige noch abgegrenzt zu erkennen.

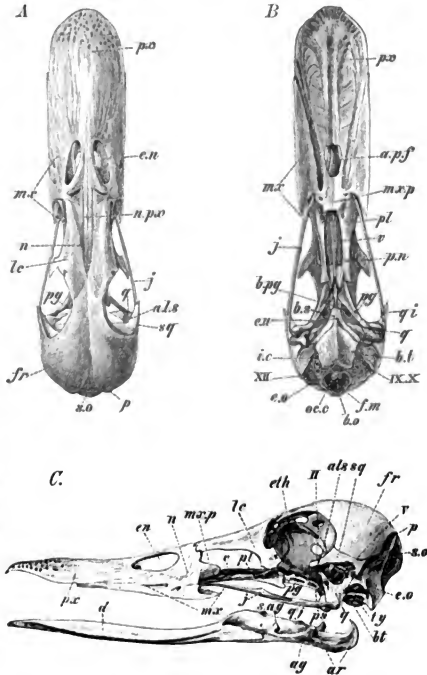
Einzig und allein im Bereich der Ethmoidalgegend können Knorpelteile das ganze Leben erhalten bleiben, ich werde aber auf die Struktur der Nasenkapsel, an welcher man einen Hauptteil und

¹⁾ Das Supraoccipitale hat seine horizontale Lagerung aufgegeben und hat sich aufgerichtet, gleichsam umgekippt.

einen Vorhofsabschnitt unterscheidet, erst wieder bei der Schilderung des Geruchsorgans zurückkommen.

Der unpaare *Condylus occipitalis*, sowie das Hinterhauptloch liegen nicht mehr, wie bei Amphibien und Reptilien, am hinteren Schädelumfang, d. h. nicht mehr in der axialen Verlängerung der

Fig. 77. Kopfskelett der Ente, A von oben, B von unten, C von der Seite. Nach einem Präparat von W. K. Parker, als sog. Alisphenoid, *ag* Angulare, *ar* Articulare, *a. p. f.* Foramen palatinum anterius, *b. t.* Basitemporale, *b. o.* Basioccipitale, *b. pg.* Basipterygoid, *b. s.* Basisphenoid, *d.* Dentale, *e. n.* Apertura nasalis externa, *eth.* Ethmoid, *e. o.* Exoccipitale, *e. u.* Öffnung der Eustachischen Röhre, *fr.* Frontale, *f. m.* Foramen magnum, *i. c.* Loch für die A. carotis interna, *j.* Jugale, *lc.* Lacrimale, *m. p.* Processus palatinus ossis maxillae, *mx.* Maxilla, *n.* Nasale, *n. p. r.* Processus nasalis ossis praemaxillaris, *px.* Praemaxillare, *p.* Parietale, *p. s.* Praesphenoid, *pg.* Pterygoid, *pl.* Palatinum, *p. n.* Apertura nasalis posterior (Choanen), *q.* Quadratum, *q. j.* Quadratojugale, *sq.* Squamosum, *s. o.* Supraoccipitale, *ty.* Cavum tympani, *v.* Vomer, *II.* Öffnung für den N. opticus, *V.*, *IX.*, *X.*, *XII.* desgleichen für den Trigemini, Glossopharyngeus, Vagus und Hypoglossus.



Wirbelsäule, sondern sind mehr nach abwärts und vorwärts an die Schädelbasis gerückt. Letztere wird durch ein Basioccipitale und ein Basisphenoid gebildet. Von diesem erstreckt sich ein knöchernes Rostrum, der letzte Rest der vorderen Partie eines Parasphenoids (s. später), nach vorne.

Der aus zwei lateralen Querschenkeln entstehende hintere Abschnitt des Parasphenoids persistiert in Form einer, an die Unter-

fläche des Basisphenoids und Basisoccipitale sich hinziehenden Knochenplatte.

In der Orbito-Temporalgegend kommen zur Entwicklung: das bereits erwähnte Basisphenoidale, zwei Ali-, zwei Orbitosphenoidalia und mehrere Verknöcherungen im Septum interorbitale. Die bedeutendste von ihnen heißt Mesethmoid, und dazu kommen noch die Praesphenoidalia¹⁾.

Die Gehörkapsel, welche schon frühe mit dem Pleurooccipitale verwächst, erscheint viel mehr in das Cavum cranii einbezogen, als bei Reptilien, und beteiligt sich so am Aufbau der Schädelwand. Entsprechend der höheren Stufe des Gehörorgans zeigt sich die bereits bei Krokodilen angedeutete, stärkere Ausbreitung der Pars cochlearis in bedeutender Fortentwicklung begriffen. Die Ohrkapsel verknöchert von drei Centren aus (Opisthoticum, Epitoticum und Prooticum), welche zu einer einheitlichen Masse zusammenfließen. Im übrigen gleichen die Verhältnisse der geräumigen Paukenhöhle, sowie der Columella (Stapes und Extracolumella) denjenigen der Reptilien in hohem Grade. Die Ohrtrompeten fließen am Rachen-
dach in der Mittellinie miteinander zusammen. Ich komme bei der Besprechung des Säugerschädels wieder darauf zurück.

Als Deckknochen im Gebiet des neuralen Craniums entstehen: Parietale, Frontale, Nasale, Squamosum, Praefrontale, Zygomaticum (alle paarig), Parasphenoid (dreiteilig entstehend, dann unpaar werdend), Vomer (paarig entstehend, dann unpaar werdend), Praemaxillare (wie Vomer), Maxillare (paarig). Infolge der starken Entwicklung des Gehirns in frühen Stadien entstehen die Knochen des Schädelgewölbes erst spät.

Das beweglich mit dem Cranium verbundene Quadratum verbindet sich gelenkig mit dem selbständig bleibenden Pterygoideum, und letzteres erreicht nach vorne zu das Palatinum. Bei vielen Vögeln kommt es auch zu einer Gelenkverbindung des Pterygoideum mit einem Processus basi-ptyergoideus der Schädelbasis (vergl. das Kopfskelett der Saurier).

Das Quadratojugale entsteht im bindegewebigen Blastem des Jugale; beide zusammen verbinden als schlanke Spange das Quadratum mit der Maxilla.

Als Ersatzknochen im Gebiet des Unterkiefers entsteht ein Artikulare und ein Mentomandibulare. Von beiden dehnt sich später der Ossifikationsprozeß auf den ganzen Meckel'schen Knorpel aus. Jene beiden Ersatzknochen bleiben aber nicht vollständig, sondern vereinigen sich mit den schon früher entstandenen Deckknochen, d. h. mit dem Dentale, Angulare, Supraangulare, Operculare und mit dem Complementare. Auch alle diese Deckknochen verschmelzen später untereinander und mit den Ersatzknochen. Beide Dentalia vereinigen sich durch Verknöcherung der Symphyse.

¹⁾ Die Beziehungen aller dieser Centren zu den sphenoidalen Verknöcherungen der Säuger sind noch ganz unbestimmt.

Das Hyobranchialskelett des Vogelschädels zeigt sich stark zurückgebildet; der erste, gewöhnlich in zwei Stücke gegliederte Kiemenbogen (dritter Viszeralbogen) aber persistiert nicht nur, sondern kann (Spechte) sogar zu einer außerordentlich langen, den ganzen Schädel hinten und oben umgreifenden Spange auswachsen. Er wird als „Zungenbeinbogen“ bezeichnet, wie er denn einen solchen auch funktionell vertritt. Vom zweiten Viszeralbogen erhält sich nur die Columella, der ganze übrige Rest verschwindet vollständig. Vom vierten läßt sich auch in fetaler Zeit keine Spur nachweisen.

In kaudo-kranialer Richtung unterscheidet man ein Urohiale, ein Os entoglossum (ganz homolog dem gleichnamigen Gebilde der Reptilien) und ein Paraglossale, eine, im Anschluß an das Tuberculum impar der Zunge neu gemachte Erwerbung der Vögel¹⁾.

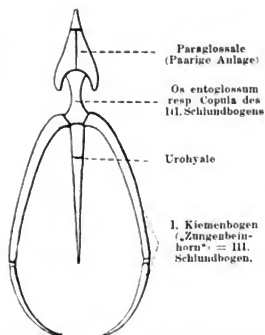


Fig. 78. Zungenbeinapparat vom Huhn nach C. Gegenbaur. Die Bezeichnungen nach E. Kallius.

F. Säuger.

Bei Säugern, deren Schädel in vielfacher Hinsicht auf reptilienartige Vorfahren zurückweist, handelt es sich um eine viel innigere Verbindung zwischen dem cerebralen und viszerale Schädelabschnitt, als dies bei den bis jetzt betrachteten Wirbeltieren der Fall ist. Beide erscheinen nach vollendeter Entwicklung, abgesehen vom mandibularen Bogen, wie aus einem Guß, und bei den höchsten Typen, wie z. B. beim Menschen, stellt man den sogenannten Gesichtsschädel (Facies) dem Hirnschädel (Cranium) gegenüber. Beide gehen derartige Lagebeziehungen zueinander ein, daß der Gesichtsschädel mit der Nasenhöhle, je höher man in der Reihe der Säugetiere emporsteigt, immer mehr an die untere (basale) Seite des Hirnschädels zu liegen kommt, so daß man also bei den höchsten Formen hinsichtlich der gegenseitigen Lagerungsverhältnisse nicht sowohl mehr von einem Vorne und Hinten, als vielmehr von einem Unten und Oben reden kann. Bei diesem Prozeß, den wir schon bei Reptilien angebahnt sahen, tritt der Gesichtsschädel als der vegetativen Sphäre angehörend, bei dem höchsten Typus, dem Menschen, gegenüber dem großen, auf eine hohe Entwicklung

¹⁾ Daß der Vogelschädel früher bezahnt war, beweisen die fossilen Vögel der Jura- und Kreideperiode. Die Vögel des Tertiärs besaßen schon keine Zähne mehr, an ihre Stelle traten, wie dies auch für die heutigen Vögel noch gilt, Hornscheiden, welche ähnlich, wie bei Cheloniern, die Kiefferränder bedeckten und zu einer Schnabelbildung führten. (S. die Zähne.)

des Gehirns hinweisenden Hirnschädel stark in den Hintergrund, und zugleich ist die Schädelbeuge noch viel weiter gediehen, als dies bereits bei den Vögeln zu konstatieren war.

Ohne daß es bei Säugern zu einer deutlichen, selbständigen Ausbildung der Trabeculae cranii kommt, setzt die Verknorpelung an der Basis, an den unteren Seitenteilen des Schädels, sowie in der Ethmoidalgegend schon sehr frühzeitig ein.

Die knorpelige Basalregion zeigt nur wenige, wesentlich durch

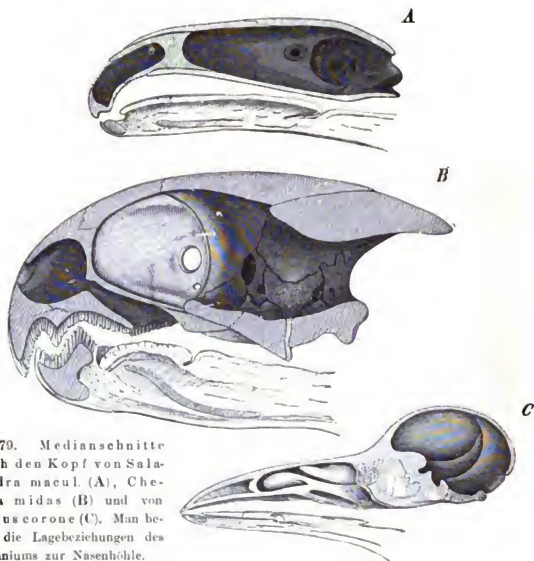


Fig. 79. Mediansehnitte durch den Kopf von *Salamandra macul.* (A), *Chelonis midas* (B) und von *Corvus corone* (C). Man beachte die Lagebeziehungen des Craniums zur Nasenhöhle.

den Durchtritt von Nerven und Gefäßen vorbestimmte Unterbrechungen, sie ist also im wesentlichen einheitlicher Natur.

Im übrigen Bereich der Seitenwände existieren Lücken (Fensterbildungen), die später von Knochen ausgefüllt werden.

Die vom Foramen magnum bis zur Nasengegend sich erstreckende Basalzone besteht aus einem basi-occipitalen und einem basi-sphenoidalen Abschnitt, welche sowohl untereinander als auch vorne mit dem Nasenseptum kontinuierlich zusammenhängen. Der occipitale Abschnitt ist, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, durch Einschmelzung von vier Wirbeläquivalenten entstanden. Die seitlichen oberen Teile (Supraoccipitalplatte) der Hinterhauptsregion sind bei

Säugern nicht mehr steil aufgerichtet, sondern nach hinten hin basalwärts niedergelegt, und zwar am stärksten und vollkommensten beim Menschen, wo auch die beiden *Condyli occipitales* und das Foramen occipitale basalwärts gerückt erscheinen. (Einfluß des Gehirns, bezw. aufrechter Gang!)

Die Volumzunahme des Gehirns hat beim Säugerschädel ihren Einfluß auch auf die Ohrkapseln geltend gemacht. Diese liegen jetzt nicht mehr, wie bei niederen Wirbeltieren, als Außen- oder Vorwerke am Schädel, nehmen also nicht mehr am Aufbau der Seitenwände teil, sondern erscheinen seitlich umgelegt und werden, basalwärts verlagert (bei verschiedenen Säugern allerdings in sehr ver-

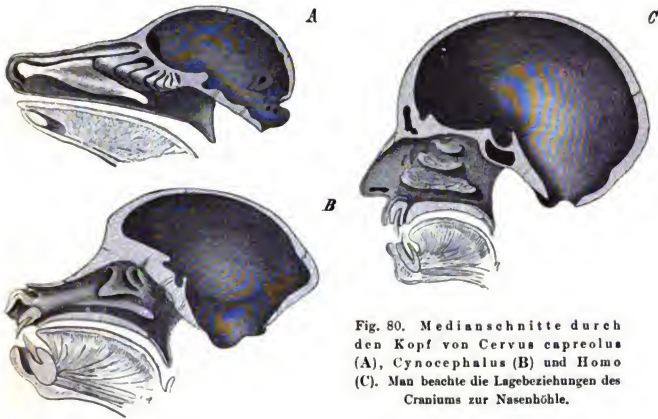


Fig. 80. Medianschnitte durch den Kopf von *Cervus capreolus* (A), *Cynocephalus* (B) und *Homo* (C). Man beachte die Lagebeziehungen des Craniums zur Nasenhöhle.

schiedenem Grade), zur Formierung der Schädelbasis verwendet. Dafür wird an ihrer Stelle das *Squamosum*, welches bei niederen Vertebraten noch als selbständiger Deckknochen nach außen von der Ohrkapsel liegt, in der Regel zum seitlichen Abschluß der Schädelhöhle herangezogen.

Aus obigen Ausführungen dürfte klar zu ersehen sein, daß der Schädelgrund der Säuger mit dem der Reptilien keineswegs als gleichwertig zu betrachten ist, mit anderen Worten, daß das *Schädelcavum* in der Wirbeltierreihe durchaus nicht identische Größen repräsentiert. Diese Annahme verbietet sich schon deswegen, weil die beim Säuger-Schädel stark auswachsende Schnecke des Gehörorganes einen Teil der knorpeligen Basalplatte, wie sie beim Amphibienschädel bereits vorliegt, zu ihrer Umrandung usurpiert hat.

Abgesehen von der, die vordere Orbitalregion mit der Nasenkapsel verbindenden, medianwärts liegenden Knorpelbrücke, welche

dem Interorbitalseptum der Sauropsiden entspricht, und aus deren Verknöcherung das sogenannte vordere Keilbein oder Praesphenoid hervorgeht, hängen die primordiales Nasalkapseln mit dem cerebralen Chondrocranium seitlich nur durch ganz dünne Spangen zusammen, nämlich durch die von der Ala orbitalis jeder-



Fig. 81. Schädel eines Maulwurfsembryos (ScheidelteiBlänge 27,3 mm, Rückenlänge von der Nase bis zur Schwanzwurzel 42,3 mm); auf der linken Seite sind die Deckknochen entfernt. Nach einem bei 30 facher Vergr. hergestellten Plattenmodell. Dorsalansicht. Verhältnis der Abbildung zum Modell = 1:3. Nach E. Fischer.

seits ausgehende sogenannte Cartilago sphen-ethmoidalis. Der Säugetierschädel ist also zu den kielbasischen (tropischen) Schädeln zu stellen und erinnert, wie bereits erwähnt, in vielen Punkten an reptilienartige Vorfahren¹⁾. Auffallenderweise gilt dies in besonderem Maße für den Primatenschädel, wobei ich als wichtigstes Merkmal das typische Interorbitalseptum hervorheben will. Es erhellt also daraus, daß sich die

1) Die Verschiedenheit der (paarigen) Condyl occipitales bildet keinen stichhaltigen Einwurf dagegen, da die Entwicklungsgeschichte gewisser Säuger Anknüpfungspunkte zwischen der Articulation occipito-vertebralis von Reptilien und Mammalia erkennen läßt.

Primaten schon sehr frühe aus der allen Säugern gemeinsamen Wurzel abzweigten, mit anderen Worten, daß sie viele ursprüngliche Charaktere bewahrt haben, welche die gewöhnlich als „niedere“ angesehenen übrigen Mammalia bereits verloren haben.

Auf weitere, am Aufbau der Schädelwände partizipierende Bauelemente, wie z. B. auf die selbständig entstehende Ala orbitalis und die phylogenetisch auf den Proc. basipterygoideus der Saurier

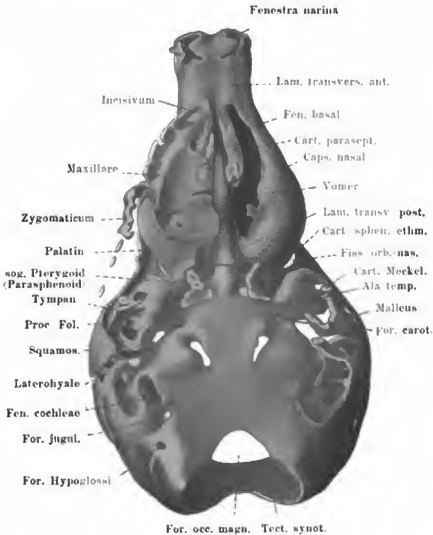


Fig. 82. Dasselbe Modell wie Fig. 81. Ventralansicht, Meckel'scher Knorpel vor dem Hammer abgeschnitten.

zurückführbare, bei Säugern in fortschrittlicher Entwicklung begriffene Ala temporalis¹⁾ (Ala magna) will ich hier nicht weiter eingehen, sondern mich nur auf folgende Bemerkung beschränken. Nicht nur bei der Bildung der Augenhöhle und der Fissura supraorbitalis, sondern auch im Bereich der, entsprechend der Konfiguration des Geruchsorgans sehr komplizierten Ethmoidalregion handelt es sich vielfach um neue, erst in der Reihe der Säuger ge-

1) An der Basis der Ala temporalis entwickelt sich ein abwärts gerichteter Fortsatz die laterale Lamelle des späteren Flügelfortsatzes des Keilbeins.

machte Erwerbungen, die mit den Verhältnissen bei den übrigen Wirbeltieren nicht homologisiert werden dürfen¹⁾.

Das Ethmoid zeigt, wie bereits angedeutet wurde, bei Säugern eine ganz besondere, auf die Umschließung der Nasenhöhle gerichtete Entwicklung. Es entsteht aus dem vorderen Abschnitt des knorpeligen Primordialschädels, der sich als knorpelige Nasenkapsel nach vorne fortsetzt, durch ein Septum cartilagineum s. Mesethmoid in eine rechte und linke Hälfte zerlegt und von der Schädelhöhle durch die sog. Siebplatte (*Lamina cribrosa*) von der Schädelhöhle abgegrenzt wird. Die Lage der Siebplatte ist bald eine mehr oder weniger geneigte bis senkrechte, bald eine horizontale (*Echidna*, *Elephas*, *Sus*, *Primaten*), eine Verschiedenheit, die, wie ebenfalls bereits näher erörtert wurde, auf eine stärkere, das Geruchsorgan überdeckende Entfaltung des Gehirns, bez. der *Lobi olfactorii* zurückzuführen ist.

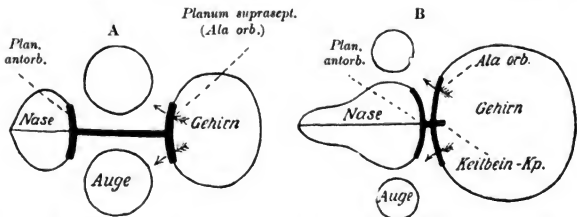


Fig. 83. Horizontalschnitt durch den Reptil- (A) und Maulwurf-Schädel (B), um die veränderten Lagebeziehungen zwischen Hirn- und Nasenkapsel, sowie den Augenhöhlen zu zeigen. Schema nach E. Fischer.

Das hintere Stück des Mesethmoid verknöchert als *Lamina perpendicularis*, und indem ventralwärts davon der Vomer als Belegknochen des Septum cartilagineum entsteht, ist dadurch das Septum osseum nasi gebildet, welches nach vorne zu in das unverknöchert bleibende Septum cartilagineum übergeht.

Nach vorne, bezw. lateralwärts von der knorpeligen Nasenkapsel entstehen als Belegknochen die vielgestaltigen *Nasalia*, sowie das vom Tränenkanal durchbohrte *Lacrimale*, zusamt den knöchernen Seitenplatten, die als *Lamina papyracea* bezeichnet werden. Nur im Bereich der Nasenseidewand und der gleich näher zu besprechenden äußeren Nase erhalten sich zeitlebens knorpelige Teile, nämlich die *Alinasal-* und *Aliseptalknorpel*.

Was aber den Säuger-, bezw. den Menschen Schädel vor allem von den Schädeln der übrigen Vertebraten unterscheidet, das ist die Existenz einer äußeren Nase. Diese beruht nun nicht etwa auf dem oben beschriebenen Knorpelgerüst, denn auch die Amphibien und Reptilien besitzen die Knorpelteile, die beim Menschen die äußere Nase bilden, nur treten sie hier noch nicht vor dem übrigen

¹⁾ Die nach Zahl und Anordnung bei verschiedenen Gruppen große Verschiedenheiten zeigenden Eintrittsöffnungen der Nerven in die Dura entsprechen den ursprünglichen cranialen Austrittsöffnungen am Schädel der Reptilien.

Schädel vor, sondern bilden einfach den vordersten Teil des knorpeligen Nasenskelettes, der aber von knöchernen Elementen noch ganz überlagert wird. Unter diesen Knochen ist namentlich von ganz besonderer Wichtigkeit jener Fortsatz des Zwischenkiefers, der innen vom Nasenloch aufsteigt. (Vergl. Fig. 59, 69.) Dieser Fort-

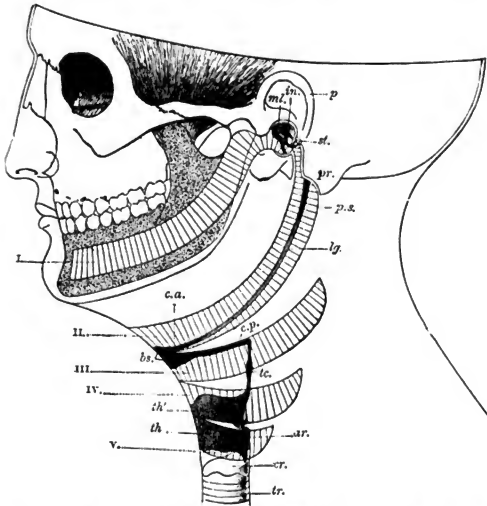


Fig. 84. Derivate der Viszeralbögen beim Menschen. Schema. I—V erster bis fünfter primordialer Viszeralbogen. Aus dem I. Bogen, welcher dem sog. Meckel'schen Knorpel entspricht, gehen proximalwärts die zwei Gehörknöchelchen, Hammer und Amboß (*ml.* und *in.*) hervor. Man sieht dieselben in natürlicher Lage, nach Abtragung des Trommelfells. *p.* Ohrmuschel, *st.* Steigbügel, *pr.* Processus mastoideus. Aus dem II. primordialen Viszeralbogen („Zungenbein“ oder „Hyoidbogen“) gehen hervor: proximalwärts der Processus styloideus (*p. s.*), distalwärts die kleinen Zungenbeinhörner (*c. a.*) und ein Teil der Copula (*bs.*), d. h. des Zungenbeinkörpers. Der weitaus größte Abschnitt wird zum Ligamentum stylohyoideum (*lg.*). Aus dem III. Bogen gehen hervor: der größere Teil des Zungenbeinkörpers (*bs.*) und das große Horn des Zungenbeins (*c. p.*). Die Cartilago triticea (*tc.*) und die großen Hörner des Schildknorpels stellen einen Rest der einstigen Verbindung des Hyoid- und Thyreoid-Apparates dar. Aus dem IV. Bogen geht der obere Abschnitt (*th'*) der Cartilago thyroideae, und aus dem V. Bogen endlich der untere Abschnitt (*th''*) des eben genannten Knorpels hervor. Wahrscheinlich verdanken dem V. Bogen auch die Aryknorpel (*ar.*) ihre Entstehung. *cr.* Cartilago cricoidea, *tr.* Trachea.

satz fehlt nun bei den Säugern und dem Menschen, und darin darf man sicherlich das wichtigste Moment für das Verständnis der äußeren Nase bei den Säugern und dem Menschen erblicken. Erst nach Wegfall jenes bedeckenden Knochens konnte sich die vordere Kuppel des knorpeligen Nasenskelettes freier entfalten, und vermochten sich

dann weiterhin unter Muskeleinfluß einzelne Stücke in Form der oben erwähnten selbständigen äußeren Nasenknorpel abzuspalten.

Was das primordiale Viszeralskelett anbelangt, so werden in den drei ersten, häutigen Viszeralbogen Skelettstücke angelegt, die zum Teil sehr bemerkenswerte Metamorphosen durchmachen (Fig. 84). Im Bereich des Kieferbogens bilden sich der Amboß und der Meckel'sche Knorpel, dessen proximales Gelenkstück die primordiale Grundlage des Hammers (Malleus) darstellt¹⁾.

Der Hyalbogen zerfällt in mehrere Stücke, die den Stapes²⁾, den Processus styloideus des Schläfenbeins, das Ligamentum stylohyoideum und das kleine Horn des Zungenbeins bilden. Aus dem Blastem des ersten Branchialbogens (III Viszeralbogen) entsteht das große Horn und wahrscheinlich auch der Körper des Zungenbeins.

Aus den obigen Ausführungen geht mit zwingender Notwendigkeit hervor, daß das Kiefergelenk der Säuger nicht homolog sein kann dem der übrigen Vertebraten, sondern daß es ein neues, vor dem letzteren gelegenes Gelenk darstellt. Mit anderen Worten: bei den unter den Säugetieren stehenden Wirbeltieren bleiben, wie ich gezeigt habe, jene beiden Differenzierungsprodukte am proximalen Ende der Cartilago Meckelii außen am Schädel liegen und dienen als Suspensorialapparat des Unterkiefers. Dabei entspricht das Quadratum dem Incus, das Articulare dem Malleus. Diese beiden Skelettstücke gehen nun bei den Säugetieren einen Funktionswechsel ein: sie formieren zusammen mit einem dritten Stück, dem Steigbügel oder Stapes, eine gegliederte Knochenkette, welche zwischen Trommelfell einerseits und der Fenestra ovalis andererseits durch das Cavum tympani hindurchgespannt ist, und welche die Vibrationen des Trommelfells auf das innere Ohr überträgt. Von diesen sog. Ossicula auditus liegt der Hammer dem Trommelfell an, während der Stapes mit seiner Platte in das ovale Fenster eingelassen ist.

Während es sich also bei Säugern um eine *Articulatio squamoso-mandibularis* handelt, besteht bei den übrigen Wirbeltieren eine *Articulatio quadrato-mandibularis*.

Ich wende mich nun zu der Betrachtung der Knochen. Hierbei ist vor allem zu beachten, daß die Zerlegung des neuralen Primordialcraniums in knöcherne Territorien eine viel vollständigere ist, als bei anderen Wirbeltieren. Knorpelige Reste bleiben nur im vordersten Teil der Nasenkapsel erhalten. Die Zahl der Ersatzknochen ist daher eine größere, als bei Reptilien, und manche von

1) Auch das distale Ende des Meckel'schen Knorpels verknöchert und verschmilzt mit dem Dentale. In der Symphyse zwischen beiden Meckel'schen Knorpeln kommen zwei kleine Symphysenknorpel zur Ausbildung, deren morphologische Bedeutung noch nicht klar liegt. Jedenfalls sind sie nicht zu verwechseln mit den nur dem Menschen zukommenden kleinen Knochenkernen, welche, ohne knorpelig vorgebildet zu sein, in dem straffen, die beiden embryonalen Unterkieferhälften in der Medianlinie verlötenden Bindegewebe auftreten. Sie bilden ein wesentliches Element des menschlichen Unterkiefers und kommen für die typische Ausbildung des Kinnes in Betracht.

2) Der Stapes der Säugetiere entspricht wahrscheinlich dem inneren, auch gewöhnlich als „Stapes“ bezeichneten Stück der Reptilien-Columella, nicht aber dieser in ihrer Totalität. Bei den Amphibien kommt dagegen die gesamte Columella als Vergleichsobjekt in Frage.

ihnen, namentlich in der Orbitotemporal- und Ethmoidalgegend, lassen sich überhaupt nicht von solchen der Reptilien herleiten, sondern erscheinen als neue Bildungen.

Von den Deckknochen gewinnen die am Dache und an der Seitenwand des neuralen Schädels gelegenen eine besondere Bedeutung und Entwicklung, da sie bei dem Zurücktreten des Primordialcraniums in erhöhtem Maße zur Begrenzung des im Anschluß an die Gehirnentfaltung sich stark vergrößernden Cavum cranii herbeigezogen werden. Vielfach kommen auch sekundäre Verwachsungen von Ersatzknochen untereinander, Deckknochen untereinander, sowie Ersatzknochen mit Deckknochen vor.

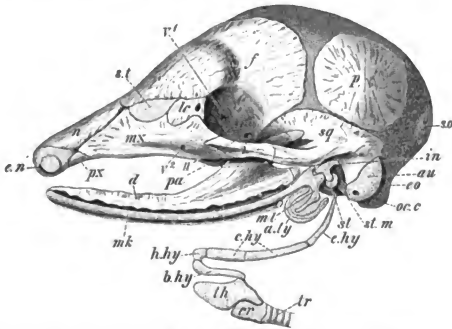


Fig. 85. Kopfskelett von *Tatusia (Dasypus) hybrida*, nach einem Präparat von W. K. Parker. Die knorpeligen Partien sind punktiert. a.ty Annulus tympanicus, au Gehörkapsel, b.hy Basihyale von der Kante dargestellt, c.hy Keratohyale, cr Cartilago cricoidea, d Dentale, e.hy Epihyale, c.n Apertura nasalis externa, eo Exoccipitale, f Frontale, h.hy Hypohyale, i Jugale, in Incus, lc Lacrimale, mk Cartilago Meckelii, ml Malleus, mx Maxillare, n Nasale, oc.c Condylus occipitalis, p Parietale, pa Palatinum, px Praemaxillare, s.o Supraoccipitale, sq Squamosum, s.t knorpeliges Nasenskelett (Gegend der oberen Muschel) st Stapes, st.m Musculus stapedius, lh Cartilago thyroidea, tr Trachea, V¹, V² erster und zweiter Ast des N. trigeminus, II Öffnung für den Austritt des N. opticus.

Ersatzknochen sind folgende: in der Umgebung des Foramen magnum: das Basioccipitale, die Pleurooccipitalia und das Supraoccipitale (Pars inferior der Squama occipitis). Alle diese verwachsen miteinander zu einer Masse. Im Bereich der Ohrkapsel treten Ossa periotica auf, welche zum Os petrosus verschmelzen und mit benachbarten Deckknochen, nämlich mit dem Tympanicum, Squamosum¹⁾ und dem, aus dem obersten Ende des Hyalbogens hervorgehenden Processus styloideus Verbindungen eingehen. Dieser ganze Knochenkomplex bildet das Os temporale.

Nach vorne vom Basioccipitale liegt das Basisphenoid mit den beiden Alae temporales (Alisphenoiden), und an jenes schließt

1) Das Tympanicum und Squamosum bleiben bei vielen Säugern getrennt.

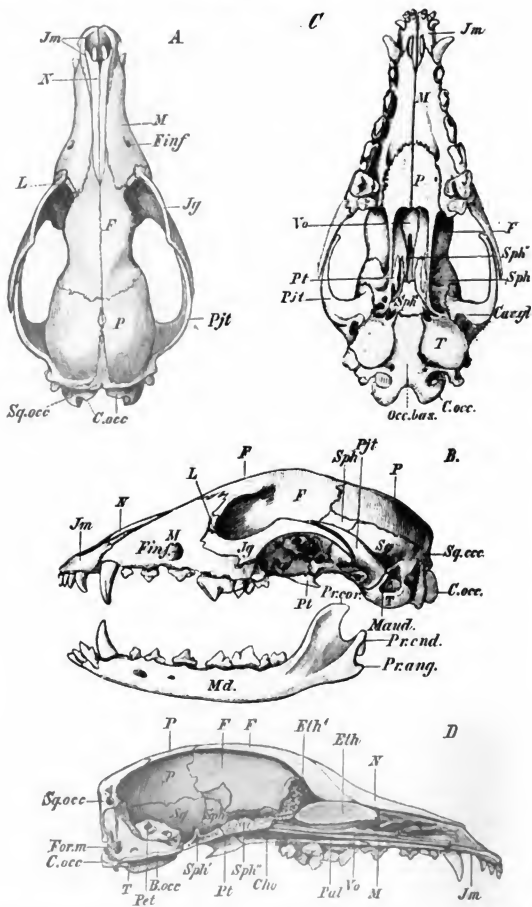


Fig. 80. Kopfskelett vom Windhund. A von oben, B von der Seite, C von unten, D im Medianschnitt von der Schädelhöhle aus gesehen. *B. occ* Basioccipitale, *Car. gl* Cavitas glenoidalis für den Unterkiefer, *Cho* Choanen, *C. occ* Condyli occipitales (Occipitale

laterale), *Eth* Lamina perpendicularis ossis ethmoidei, *Eth*¹ Lamina cribrosa ossis ethmoidei, *For. m* Foramen orbitale magnum, *Jg* Jugale, *Im* Os intermaxillare, *L* Lacrimale mit dem Canalis lacrimalis, *M* Maxillare mit dem Foramen infraorbitale (Fint), *Maud* Meatus auditorius externus, *N* Os nasale, *P* Parietale, *Pal* Palatinum, *Pet* Petrosium, *Pjt* Processus jugalis ossis temporis, *Pr. ang.*, *Pr. cond.*, *Pr. cor* Processus angularis, condyloideus und coronoidens des Unterkiefers, *Pt* Pterygoid, *Sph* Alisphenoid, *Sph*¹ Basisphenoid, *Sph*² Praesphenoid, *Sq* Squama temporis, *Sq. occ* Squama ossis occipitis (Supraoccipitale), *T* Tympanicum, *Vo* Vomer.

sich in der Orbitotemporalgegend das Praesphenoid mit den Alae orbitales (Orbitosphenoid) an.

In der Ethmoidalgegend treffen wir auf die bereits erwähnte septale Ossifikation (Mesethmoid), und dazu kommen noch in den Seitenteilen der Nase auftretende Verknöcherungszonen (Pleurethmoidea), die alle miteinander zum Ethmoid verschmelzen.

Deckknochen sind: das Parietale und das am lateralen Umfang der Ohrkapsel entstehende Squamosum, welch letzteres bei den Säugern eine besondere Ausbildung erfährt. Zwischen die Parietalia schiebt sich von hinten her ein Interparietale ein, und dieses, paarig oder unpaarig entstehend, kann mit der Hinterhauptschuppe oder mit dem Scheitelbein verwachsen.

Im mittleren Schädelgebiet bilden die Frontalia ¹⁾ die Schädeldecke.

Auf und an der Nasenkapsel legen sich an: das Nasale, Lacrimale und das Incisivum (Praemaxillare), welches mit dem Septomaxillare verschmolzen ist, und das Maxillare. An letzteres kann sich ein Zygomaticum anschließen.

Die Augenhöhle kann mit der Schläfengrube in mehr oder weniger weiter Verbindung stehen, oder gänzlich von ihr abgeschlossen sein. Letzteres gilt z. B. für Primaten, ersteres für Nager, Insektivoren u. a.

Der Schädelbasis lagern sich die als „Pterygoid“ und als Vomer bezeichneten Knochen an, von denen der erstere dem in der menschlichen Anatomie als mediale Lamelle der absteigenden Flügelfortsätze bezeichneten Element entspricht. Da nun aber bei Monotremen noch Knochen auftreten, welche mit dem Reptilien-ptyergoid zweifellos homologisierbar sind, so ist der Name Os pterygoides hierfür zu reservieren und für die oben genannten Knochen aufzugeben. Dies scheint um so mehr angezeigt, als neuere Untersuchungen ergeben haben, daß das „Pterygoid“ aut., also die mediale Lamelle des absteigenden Flügelfortsatzes, auf das Parasphenoid niederer Vertebraten zurückzuführen ist.

1) Die Frontalia, welche, wie auch andere Schädelknochen, luftvoll sein können, sind bei gewissen Gruppen, wie z. B. bei Ungulaten, mit Hörnern und Geweihen ausgestattet, die als Waffen dienen und auch beim sexuellen Kampf des Männchens um das Weibchen eine hervorragende Rolle spielen. Hörner kommen denjenigen Ungulaten zu, welche man als Caviicornia bezeichnet (Bovinae, Antilopinae, Caprinae, Ovinae). Bei diesen entsteht um die, von den Stirnbeinen auswachsenden Knochenzapfen („Stirnzapfen“) eine verhornende Epidermisschicht. Bei den Geweihträgern (Cervidae) dagegen bildet sich im engsten Connex mit dem Geschlechtsleben und unter excessiver Beteiligung der Gefäße des Corium ein Hautknochen, welcher als Stirnzapfen („Rosenstock“) dem Os frontale aufsitzt und sich von der kränzförmig verdickten Basis desselben („Rose“) in regelmäßig periodischem Wechsel ablöst, um unter Bildung einer Resorptionszone abgeworfen und immer wieder erneuert zu werden. Anfangs sehr einfach gestaltet gewinnt das Geweih mit den Jahren durch Zunahme der Endenzahl immer mehr an Umfang.

Als weitere Deckknochen wären noch das Tympanicum und das Palatinum zu nennen. Ersteres, am lateral-ventralen Umfang des Meckel'schen Knorpels entstehend, entspricht vielleicht dem Paraquadratum der Amphibien oder dem Supraangulare der Reptilien und steht, da es, wie oben schon erwähnt, in das Temporale aufgenommen wird, in nahen Beziehungen zum neuralen Cranium.

Das Palatinum bildet zusammen mit dem Os incisivum und den Processus palatini des Oberkiefers das knöcherne Dach der Mundhöhle, d. h. den, wie wir gesehen haben, bereits bei den Reptilien angebahnten sekundären Gaumen.

Was endlich den knöchernen Unterkiefer betrifft, so entsteht er als Deckknochen an der Aussenseite des Meckel'schen Knorpels, wie das Dentale der Reptilien und Vögel, dem er homolog ist.

Bei vielen Säugetieren bleiben die beiden Unterkieferhälften, an denen man jederseits als Hauptstück den Körper, einen Processus condyloideus, coronideus und eventuell (Marsupialia, Rodentia, Insectivora) einen nach hinten und unten zu liegenden Processus angularis unterscheiden kann, vorne getrennt, bei anderen verwachsen sie miteinander. Letzteres gilt z. B. für Fledermäuse, Einhufer und Primaten.

Rückblick.

Der hintere oder occipitale Abschnitt des Kopfskeletts der Wirbeltiere ist aus drei Segmenten hervorgegangen, während die auf den vorderen Schädelabschnitt entfallende Somitenzahl noch nicht sicher zu bestimmen ist.

Die Verwischung der ursprünglichen Gliederung ist aus der funktionellen Anpassung des Kopfskeletts an seine physiologischen Aufgaben (Schaffung eines festen und sicheren Gehäuses für das Gehirn, Bergung der höheren Sinnesapparate in Höhlen und Buchten etc.) zu erklären. Dieser Prozeß erfolgte unter Einschnelzungen, Umänderungen und Neubildungen der mannigfachsten Art, gleichwohl aber läßt sich ein, die ganze Vertebratenreihe beherrschender Grundplan nicht verkennen. Überall besteht das Kopfskelett aus einem großen dorsalen und ventralen Abschnitt; ersterer ist das Cranium cerebrale oder Neurocranium, letzterer das Cranium viscerale oder Splanchoocranium. Das Neurocranium zerfällt wieder in einen chordalen und prächordalen Abschnitt. Es dient zur Aufnahme des Gehirnes und zeigt nahe Beziehungen zum Gehör-, Seh- und Riechorgan, ja es steht geradezu unter dem plastischen Einfluß aller dieser Organe, derart, daß man, zumal bei niederen Vertebraten, schon äußerlich eine Pars otica, orbito-temporalis und eine Pars ethmoidalis unterscheiden kann.

Das primordiale Chondrocranium spielt bei Anamnia eine ungleich bedeutendere Rolle als bei Amnioten, allwo es in postembryonaler Zeit mehr oder weniger starke Reduktionen erfahren kann, während hier andererseits die außerordentlich vielseitige knöcherne Ausgestaltung des Schädels um so mehr zur Geltung kommt. Das knorpelige, bzw. knöcherne Schädelrohr kann sich unverengt inter-

orbital nach vorne bis an die Riechkapsel fortsetzen und so zur Einlagerung des Gehirnes dienen (Selachier, Amphibien u. a.) (platybasischer Schädeltypus), oder es kommt an der betreffenden Stelle zur Einschnürung und dadurch zur Bildung eines schmalen Septum interorbitale (Reptilien, Vögel und Säuger), so daß in diesem Falle eine Verlagerung des sich mehr im Höhen- und Breitendurchmesser ausdehnenden Gehirnes nach hinten und seitlich erfolgt (tropibasischer Schädeltypus).

Was den Ossifikationsprozeß anbelangt, so sind, wie überall, so auch am Schädel, die Dermal- oder Hautknochen als die phylogenetisch ältesten zu betrachten; eine Verknöcherung des Knorpels erfolgt erst später, d. h. sekundär, und zwar nach doppeltem, nämlich nach peri- und endochrondralem Modus. Ersterer ist der ursprünglichere und ältere.

Während der Amphioxus und die Cyclostomen in ihrer Sonderstellung zu Schlußfolgerungen auf die Schädelarchitektur höherer Formen nicht geeignet erscheinen, steht man bei Selachiern auf einem gesicherteren Ausgangspunkt, insofern in ihrem Kopfskelett auch dasjenige der Amphibien in seinen Grundlinien gleichsam schon vorzeichnet erscheint. Andererseits fällt es nicht schwer, den Teleostierschädel auf denjenigen der Knochenganoiden zurückzuführen.

Was das Kopfskelett der Reptilien und Vögel betrifft, so lassen sich an ihm trotz vieler und bedeutsamer Unterschiede vom Amphibienschädel doch die Grundzüge des letzteren wieder nachweisen. Dies gilt vor allem für die Saurier, obgleich auch hier ein direkter Anschluß an das Kopfskelett der recenten Amphibien nicht möglich erscheint. Dieselbe Erfahrung macht man auch bei einem Versuch, den Schädel der Säugetiere an denjenigen irgend einer recenten Reptiliengruppe anschließen zu wollen. Immerhin aber bestehen gewichtige Gründe, welche dafür sprechen, für die Säuger als Ausgangspunkt reptilienartige Vorfahren anzunehmen.

Die bei Amphibien noch rein horizontal verlaufende cerebro-nasale Achse erfährt bei höheren Formen eine Art von Knickung oder Beugung, so daß das ursprünglich in der direkten Achsenverlängerung des Neurocraniums liegende Cavum nasale immer weiter nach abwärts und schließlich zum Teil unter das Cavum cranii zu liegen kommt. Zugleich bahnt sich ein neues, sekundäres Mundhöhlendach („sekundärer Gaumen“) an, während bei niederen Formen das Cavum orale dorsalwärts noch direkt von der Schädelbasis („primärer Gaumen“) begrenzt wird.

Die schon bei Vögeln mehr in die Breite gehende Entfaltung des Gehirnes macht sich bei Säugern noch mehr geltend, und die Folge davon ist, daß die bei Reptilien noch steil aufgerichteten Vorder- Seiten- und Hinterwände der Schädelkapsel umgelegt und so zur Verbreiterung des Schädelgrundes mit beigezogen werden. Dazu kommt, daß gewisse Skelettelemente, die bei niederen Formen noch außen am Schädel liegen, bei den Säugern zur Umschließung des Cavum cranii mit verwendet und als weitere Bausteine der Schädelkapsel s. s. einverleibt werden. Selbstverständlich spielen sich dabei wichtige Umbildungsprozesse, beziehungsweise auch zum Teil Neubildungen von Knochen ab, welche, wie dies z. B. für die Säugetiere gilt, mit denen der Reptilien überhaupt nicht verglichen

werden können, so daß es oft nur schwer gelingt, in alle Verhältnisse, wie namentlich in die verknüpfenden Zwischenglieder, einen befriedigenden Einblick zu gewinnen.

Das aus einer Anzahl von Spangen oder Bogen bestehende Splanchnocranium steht bei wasserlebenden Tieren zum größten Teil im Dienste des Respirationsgeschäftes, d. h. es fungiert als Kiemen-träger. Der vorderste Viszeralbogen beteiligt sich in der ganzen Vertebratenreihe als Kieferbogen an der Umschließung der Mundhöhle und kann sich, unter Abgliederung, mit einem Abschnitt des zweiten Bogens zugleich auch zu einem Aufhängeapparat des Unterkiefers gestalten.

Andererseits stellt aber das proximale Ende des I. und II. Viszeralbogens auch das Bildungsmaterial für die Ossicula auditus dar, während durch einen weiteren Funktionswechsel bei höheren Formen aus dem II. bis V. Bogen zugleich auch das Hyo-Laryngeal-Skelett hervorgeht.

Daraus resultiert selbstverständlich eine bedeutende Umbildung, bezw. Entfremdung des Viszeralskeletts seiner ursprünglichen Bedeutung gegenüber, und Hand in Hand damit geht bei Säugetieren die Schaffung eines Unterkiefergelenkes, welches mit dem der übrigen Vertebraten nicht verglichen werden darf, sondern eine Neubildung darstellt.

Gliedermaßen.

Man kann die in erster Linie als Stütz- und Fortbewegungsorgane fungierenden Gliedmaßen dem Achsenskelett als Anhangs- oder Appendikular-Organ gegenüberstellen und sie in zwei Gruppen, in unpaare und paarige Gliedmaßen, einteilen. Beide haben in ihrer Anlage mit dem Achsenskelett nichts zu schaffen, sondern entstehen unabhängig von ihm.

a) Unpaare Gliedmaßen.

Die unpaaren Flossen, wie sie in reicher Entfaltung bei Fischen und Dipnoern vorkommen, entstehen in Form einer medianen, dorsalen und ventralen Hautfalte, welche beide um das Schwanzende herum miteinander zusammenhängen, so daß man eine dorsale, ventrale und kaudale Zone unterscheiden kann. Jene Falten können nun während des ganzen Lebens als kontinuierliche Flossensäume persistieren, oder sie gehen an verschiedenen Stellen Rückbildungen ein, während sie an anderen zu jenen Organen auswachsen, welche man als Rücken-, Schwanz- und als Afterflosse bezeichnet, und welche wesentlich (dies gilt vor allem für die propulsatorische Funktion der Schwanzflosse) im Dienste der Fortbewegung stehen. In ihrem Bereich entwickelt sich Muskel- und Skelettgewebe, welches letzteres mit der Wirbelsäule sekundär in Verbindung treten kann. Diese Verbindung gestaltet sich bei der Schwanzflosse, welche das wichtigste Lokomotionsorgan wasserlebender Tiere darstellt, zu einer besonders innigen¹⁾.

¹⁾ Bildungen, welche an die unpaaren Flossensäume der Fische erinnern, trifft man auch noch bei Amphibien, und zwar entweder zeitlebens oder nur während der Fort-

b) Paarige Gliedmaßen.

Hinsichtlich der phylogenetischen Entstehung der paarigen Gliedmaßen, welche ventrale Anhangsorgane des Rumpfes darstellen, stehen sich zwei Auffassungen gegenüber. Nach der einen sollen dieselben von umgewandelten Kiemenbögen und Kiemenstrahlen abzuleiten, also branchialen Ursprungs sein, nach der anderen wären sie aus zwei, vom Viszeralskelett gänzlich unabhängigen, längs der äußeren Rumpfsseite hinlaufenden Falten entstanden zu denken, in welchen sich in metamerer Weise Muskeln, Nerven und Skelettelemente differenzierten. Daraus sollen dann die Brust- und Bauchflossen der Fische, bezw. die vorderen und hinteren Gliedmaßen der terrestrischen Tiere hervorgegangen sein.

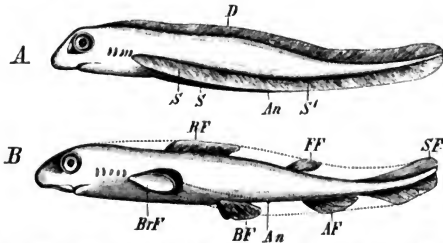


Fig. 87. Schematische Darstellung der Entwicklung der paarigen und unpaaren Flossen. A Die noch kontinuierliche Seiten- und Rückenfalte, *S S*, *D*, *S'* bezeichnet die Stelle, wo die Seitenfalte hinter dem After (*An*) ventralwärts verläuft. B Die definitiven Flossen, *AF* Analflosse, *An* After, *BF* Bauch- oder Beckenflosse, *BrF* Brust-, *FF* Fett-, *RF* Rücken-, *SF* Schwanzflosse.

Eine Einigung in dieser Streitfrage ist bis jetzt noch nicht erzielt, und es läßt sich nur sagen, daß die paarigen Gliedmaßen in ausgebildeter Form an kein bestimmtes Körpersegment gebunden sind, sondern daß sie (phylogenetisch und ontogenetisch) Verschiebungen erfahren können, was zur Folge hat, daß sie nicht nur in ihren Lagebeziehungen zum Rumpf, sondern auch bezüglich der in Betracht kommenden Muskeln und Nerven bei verschiedenen Gruppen der Wirbeltiere ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen.

An der vorderen, wie an der hinteren Extremität unterscheidet man einen dem Rumpfe anlagernden, spangenartigen Abschnitt, den man als Schultergürtel und als Beckengürtel bezeichnet. In gelenkiger Verbindung damit steht die sogenannte freie Extremität. Überall herrschen die größten Form- und Größeveränderungen, d. h. zahllose Modifikationen des ursprünglichen Grundplanes: alles

pflanzungszeit. Ein ventral und dorsal am Schwanz hinlaufender Hautsaum kann sich in Form eines Rückenkaumes noch bis auf den Kopf fortsetzen, nie aber kommt es dabei zur Einlagerung von knorpeligen oder knöchernen Stützelementen.

Die Rücken- und Schwanzflosse des fossilen *Ichthyosaurus* sind als sekundäre Erwerbungen aufzufassen (Parallele mit den Cetaceen).

Resultate der mannigfachsten funktionellen Anpassungen. Man unterscheidet ja bekanntlich schwimmende, laufende, hüpfende, fliegende, grabende Tiere, und wieder bei anderen ist die vordere Gliedmaße in ein Greiforgan umgewandelt.

Schultergürtel.

Fische und Dipnoër.

Bei *Amphioxus* und den *Cyclostomen* fehlt mit den paarigen Gliedmaßen auch ein Becken- und Schultergürtel. Bei *Selachiern* handelt es sich um einen dicht hinter dem Kiemenapparat gelagerten, ventral durch hyaline oder (seltener) fibröse Masse geschlossenen, höchst einfachen Knorpelbogen, der auch bei *Ganoiden*- und *Teleostier*-Embryonen in ganz homologer Weise auftritt. Er ist von Nervenkanälchen durchsetzt.

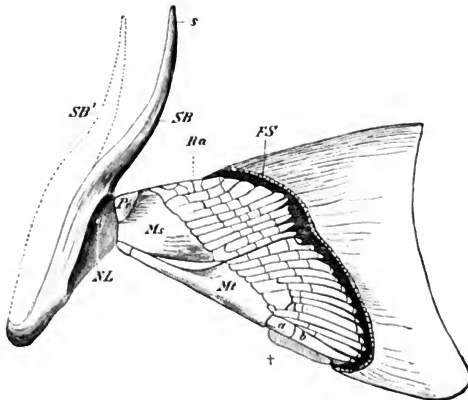


Fig. 88. Schultergürtel und Brustflosse von *Heptanchus*. *a*, *b* in der Achse des Metapterygiums liegende Radien, † jenseits der letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittenen Hornfäden, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *SB*, *SB¹* Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt.

Später aber entwickelt sich in diesem Bereich bei den beiden letztgenannten Fischgruppen eine von der Haut aus ihre Entstehung nehmende, paarige Reihe knöcherner Gebilde, so daß man jetzt einen sekundären oder knöchernen Schultergürtel dem primären oder knorpeligen gegenüberstellen kann. Letzterer tritt, je mehr die knöchernen Gebilde vorzuschlagen beginnen, immer mehr in den Hintergrund. Beide stehen in einem reziproken Verhältnis zueinander.

Die freie Extremität, die Flosse, verbindet sich mit der hinteren äußeren Zirkumferenz des Schultergürtels bei allen Fischen und Dipnoern derart, daß eine gehöhlte Stelle des Flossenskeletts einen Vorsprung des Schultergürtels aufnimmt. Im Gegensatz dazu sitzt bei terrestrischen Tieren die Gelenkpfanne am Schultergürtel, der Gelenkknopf am Humerus. Von der Stelle ausgehend, wo die freie Extremität mit dem Schultergürtel artikuliert, kann man an demselben einen oberen dorsalen und einen unteren ventralen Abschnitt unterscheiden. Ersterer, welcher sich mit dem Schädel verbinden kann, entspricht dem skapularen, der zweite einem korakoidalen plus prokorakoidalen Abschnitt des Schultergürtels der tetrapoden Vertebraten.

Bei Teleostiern und Knochenganoiden tritt der primäre, knorpelige Schultergürtel gegenüber dem sekundären (knöchernen) sehr in den Hintergrund, und der Komplex der knöchernen Elemente wird beim erwachsenen Fisch zum wesentlichen Flossenträger.

Amphibien.

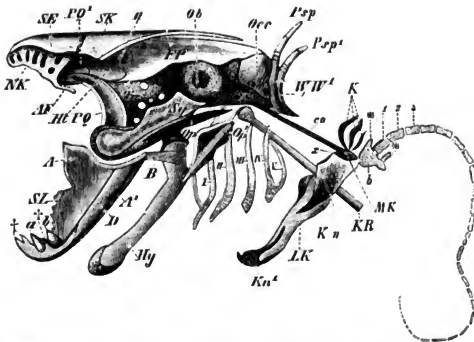


Fig. 89. Kopfskelett, Schultergürtel und vordere Extremität von *Protopterus*. AA Articulare, durch ein fibröses Band (B) mit dem Hyoid (Hy) verbunden, AF Antorbitalfortsatz (Der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), a, b zwei Zähne, co fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, D Dentale externum, FP Fronto-Parietale, Ht häutige Fontanelle, vom Opticusloch (H) durchbohrt, I—V die fünf Branchialbögen, von Nr. I entspringt oralwärts eine zarte Spange, die als Kiemenreusenknorpel zu deuten ist. KR Kopfrippe, LK, MK laterale und mediale, den Schulterknochen (Kn, Kn'), einschneidende Knochenlamelle, NK knorpelige Nasenkapsel, Ob Ohrblase, Occ Occipitale laterale mit den Hypoglossuslöchern, Op, Op' rudimentäre Opercularknochen, die sich auf Knorpelradieureste des Hyoidbogens aufliegen. Letztere sind deshalb auf der Figur nicht sichtbar, PQ Palato-Quadratum, welches bei PQ' mit dem der andern Seite konvergiert, SE Supra-Ethmoid, SK Schnenknochen, SL Schmelzleiste, Sq Squamosum, des Quadratum bedeckend, Tr Trabekel mit den Öffnungen für den Trigenus und Facialis, W, W' in das Kopfskelett einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (P'rp, P'rp'), z Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (b) der freien Extremität artikuliert, †† frei zutage liegender, in Prominenz auswachsender Meckel'scher Knorpel, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserieller Typus) des Basalgliedes, I, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Ein direkter Anschluß an die Fische besteht nicht, dagegen ist der Schultergürtel aller höheren Wirbeltiere in demjenigen der Amphibien in seinen fundamentalsten Punkten bereits vorgebildet.

Stets handelt es sich um eine knöcherne, resp. knorpelige, dorsal gelagerte Platte (*Scapula* plus *Suprascapula*), die sich seitlich am Rumpf herabkrümmt und sich dann, ventral umbiegend, in zwei durch einen, bei den einzelnen Urodelengruppen verschieden großen Zwischenraum getrennte Fortsätze gabelt, in einen vorderen, oral

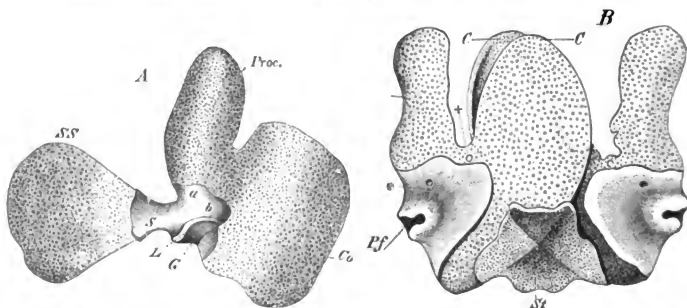


Fig. 90. A Schultergürtel von *Salamandra mac.* Rechte Seite, stark vergrößert und in einer Horizontalfläche ausgebreitet. Co, Proc Coracoid und Procoracoid, in welche sich knöcherne Fortsätze (a, b) hineinerstrecken, G Gelenkpfanne, von einem Limbus cartilagineus (L) umgeben, S Scapula, verknöchert, SS Suprascapula, d. h. der nicht verknöcherte Teil des Scapulare. B Schultergürtel des Axolotls in situ, von der Ventralseite dargestellt. Co Coracoid, St Sternum, +, † Nervenlöcher. Im übrigen gelten die Bezeichnungen von Fig. A.

gerichteten (**Procoracoid**), und in einen hinteren, mehr kaudalwärts gelagerten, (**Coracoid**) (Fig. 90, A, B, S, SS, Proc, Co)¹⁾.

Ventralwärts kommt es zu einer Verbindung mit dem Sternum, beziehungsweise (bei manchen Anuren) mit dem Omosternum. Dabei schieben sich die beiden Coracoidplatten in der ventralen Mittellinie dachziegelartig übereinander, oder legen sich ihre freien Ränder enge zusammen und verwachsen miteinander.

Ersteres gilt für die Urodelen (Fig. 90, 92) und gewisse Anuren (z. B. für *Bombinator* und *Hyla*) (Fig. 94), letzteres ebenfalls für Anuren, wie z. B. für *Rana* (Fig. 95) (vergl. das Kapitel über das Sternum).

Reptilien.

Wie bei Amphibien, so bilden auch bei Reptilien die aus einheitlicher Knorpelgrundlage hervorgehende *Scapula* und das *Coracoid*

¹⁾ Im Gegensatz zu gewissen fossilen Amphibien (*Stegocephalen*), wo der aus Hautknochen bestehende sekundäre Schultergürtel noch eine große Rolle spielt, hat sich bei den recenten Urodelen nichts mehr davon erhalten, wohl aber tritt bei Anuren heute noch eine *Clavicula* auf, welche das hier quer gelagerte Procoracoid hohlrinnenartig umfaßt.

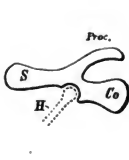


Fig. 91.

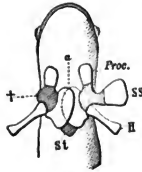


Fig. 92.

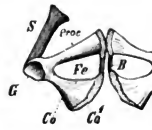


Fig. 93.

Fig. 91. Grundschemata des primären Schultergürtels sämtlicher Wirbeltiere von den Amphibien bis zu den Säugetieren. *Proc.* Procoracoid, *C* Coracoid, *H* Humerus, *S* Scapula.

Fig. 92. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums recenter Urodelen. Ventrale Ansicht. *a* Vereinigungspunkt der beiden Coracoidplatten, *Proc.* Procoracoid, *H* Humerus, *SS* Suprascapula, die der linken Seite quer nach außen geschlagen, *St* Sternum, $\dagger$ knöcherne Scapula.

Fig. 93. Schultergürtel einer Schildkröte, Ventralansicht. *B* fibröses, als integrierender Bestandteil des Skelettes zu betrachtendes Band zwischen diesen beiden Stücken, *Co* Coracoid, *Co'* Epicoracoid, *Proc.* Procoracoid, *Fe*

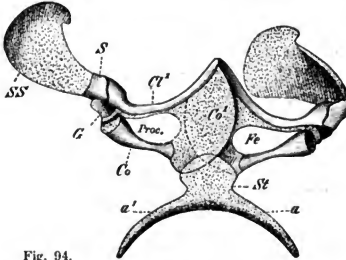


Fig. 94.

Fig. 94. Schultergürtel und Sternum von *Bombinator igneus*. *Cl'* Procoracoid, *Cl'* knöcherne Claviacula, *Co* Coracoid, *Co'* Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfaltet, *Fe* Fensterbildung zwischen Procoracoid und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (*a*, *a'*).

Fig. 95. Ventraler Teil des Schultergürtels von *Ranaesculenta*. *Cl* Clavicula, *Co* Coracoid, *Co'* Epicoracoid, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Procoracoid resp. Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *KC* Knorpelkommissur zwischen letzterer und dem Procoracoid resp. der Clavicula (*Cl*), *Ka* knorpeliges Sternum, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *Om* Omosternum, *S* Scapula, *St* knöchernes Sternum.

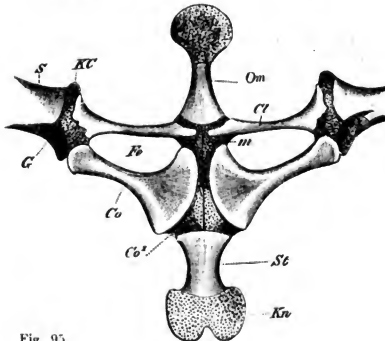


Fig. 95.

die wesentlichsten Bestandteile des Schultergürtels. Ein Procoracoid kann sich noch anlegen und auch zu kräftiger Ausbildung kommen, wie z. B. bei Schildkröten. Bei

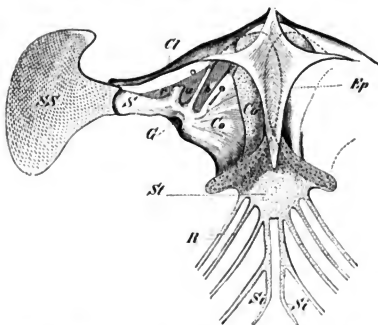


Fig. 96. Schultergürtel und Sternum von *Hemidactylus verrucosus*. *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid. *Cl* Clavicula, *Co* Coracoid, *Co*¹ knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *H* Rippen, *S* Scapula, *Xi* Knorpelhörner, (Sternalleisten, „Xiphi — s. Metasternum“), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *St* Sternum („Prosternum“).

den übrigen recenten Reptilien tritt es stark zurück, oder fällt gänzlich aus (Fig. 96). — Beziehungen des Procoracoids zur Clavicula treten nur noch in Spuren auf; die Clavicula entsteht in ihrer größten Ausdehnung isoliert, d. h. entfernt vom Procoracoid aus einem bindegewebigen Blastem. Es handelt sich also den Anuren gegenüber um eine Emanzipation der Clavicula vom Procoracoid¹⁾.

Schon bei den Amphibien hatte sich der Schultergürtel etwas weiter vom Kopf entfernt als bei Fischen, und dies kommt

nun bei Reptilien noch zu stärkerer Ausprägung, wie besonders bei Cheloniern und bei vielen fossilen Reptilien. Das Maximum der Wanderung wird bei Vögeln erreicht.

Vögel.

Bei Vögeln stellt die Scapula eine dünne, schmale, oft weit nach hinten reichende Knochenlamelle dar, von welcher das kräftige Coracoid unter scharfer Knickung ventral- und kaudalwärts abgelenkt ist. Es erscheint mit seinem unteren Ende in einen Falz am oberen Sternalrand fest eingelassen. Das obere Ende beteiligt sich am Aufbau der Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei allen Flugvögeln (Carinaten) ist die als rein dermalen Knochen sich bildende Clavicula wohl entwickelt und fließt mit ihrem Gegenstück zur sog. Furcula zusammen. Letztere zeigt eine, in Anpassung an das Fluggeschäft außerordentlich verschiedene Größe und Gestalt und kann auch eine mehr oder weniger starke, vom sternalen Ende ausgehende Rückbildung, resp. einen Schwund erfahren (*Dromaeus*, *Casuarus*, *Rhea*, *Struthio*, *Apteryx*,

¹⁾ Das Auftreten eines mehr oder weniger rudimentären Schultergürtels bei zahlreichen fossilen Reptilien (*Scincoiden*, *Amphisbaenen*) weist auf den früheren Besitz von Gliedmaßen zurück.

einige Psittaci u. a.). (Über ihre Lagebeziehungen zum übrigen, knorpelig präformierten Schultergürtel und zum Sternum vergl. Fig. 97).

Die Gelenkgrube für den Humerus wird von der Scapula und, wie oben schon erwähnt, vom Coracoid gemeinschaftlich gebildet; letzterem fällt dabei in der Regel der Hauptanteil zu.

Säugetiere.

Bei erwachsenen Säugetieren erstreckt sich das Coracoid nur noch bei Monotremen, welche überhaupt in ihrem Schultergürtel primitive Verhältnisse bewahrt haben, brustwärts bis zum Sternum (vergl. Fig. 45), bei allen übrigen — und darin liegt das charakteristische Merkmal des Schultergürtels der Mammalia — erfährt es eine starke Rückbildung¹⁾. Immerhin tritt es noch in Form eines besonderen, häufig am Aufbau der Schultergelenkpfanne sich beteiligenden Ossifikationszentrums der Scapula in die Erscheinung. Jener Fortsatz, den man als Processus coracoides oder Rabenschnabelfortsatz bezeichnet, soll dem letzten Rudiment eines Epicoracoids entsprechen.

So gewinnt hier die Scapula eine freiere Lage und wird allmählich zum alleinigen Träger der Extremität; zugleich erfährt sie unter dem Einfluß einer immer mehr sich differenzierenden Muskulatur im Bereich ihres dorsalen (bezw. hinteren) Randes (Basis scapulae) eine stärkere Verbreitung und entwickelt auf ihrer Dorsalseite eine kräftige Leiste (Spina scapulae), die lateralwärts in das sog. Akromion ausläuft. Mit dem Akromion verbindet sich das laterale Ende der Clavicula, während das mediale mit dem oberen Rand des Sternums in Gelenkverbindung tritt.

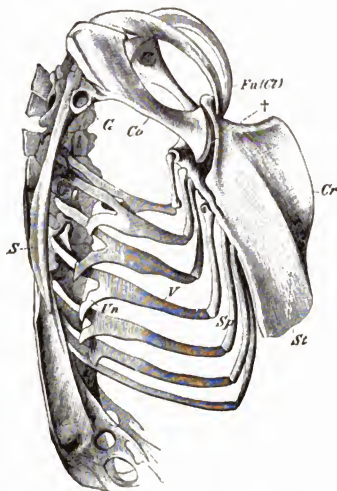


Fig. 97. Rumpfskelett eines Falken. Co Coracoid, welches mit dem Sternum (St) bei † gelenkig verbunden ist, Cr Crista sterni, Fu (Cl) Furcula (Clavicula), G Gelenkfläche der Scapula für den Humerus, S Scapula, Sp Sternal Abschnitt der Rippen, Un Processus uncinati, V vertebraler Abschnitt der Rippen.

¹⁾ Bei gewissen (allen?) Marsupialiern (Trichosurus) tritt während der intra-uterinen Entwicklung das kräftig entwickelte Coracoid mit dem Sternum ebenfalls noch in Gelenkverbindung. Später bildet es sich zurück, und nur der vordere Abschnitt persistiert als Processus coracoides.

Bei Säugetieren, deren vordere Extremitäten sich einer mannigfaltigen und freien Beweglichkeit erfreuen (Prosimier, gewisse Marsupialier, viele Nager und Insektivoren, Primaten und Chiropteren), gelangt die Clavicula zu besonders starker Entwicklung. Bei anderen, wie z. B. bei Ungulaten, Cetaceen, omnivoren Raubtieren etc., kann sie gänzlich fehlen oder nur rudimentär entwickelt sein.

Beckengürtel.

Fische.

Bei Knorpelganoiden ist das Becken durch zwei kleine knorpelige oder verknöcherte Plättchen angedeutet, welche ihren rudimentären Charakter schon durch ihre große Variationsbreite erkennen lassen. Sie sind als abgeschnürte Teile des Basi- oder Meta-

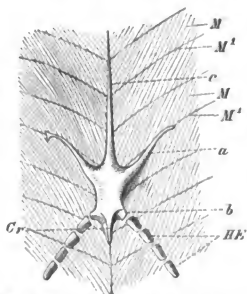


Fig. 98. Becken des Protopterus von der Ventralseite. *a* Processus praepubicus, welcher sich an seinem lateralen Ende gabeln kann, *b* Fortsatz zur Verbindung mit der hinteren Extremität *HE*, *Cr* scharfe Muskelleiste, *c* Processus epipubicus, *M*, *M* Myomeren, *M¹*, *M¹* Myocommata.

pterygium der freien Flosse zu betrachten. In manchen Fällen unterbleibt diese Abschnürung und damit die Differenzierung eines Beckens. Diesem Verhalten begegnen wir auch bei dem fossilen Pleuracanthus und Xenacanthus.

Bei Ganoiden kaum erst in schwachen Spuren angedeutet, tritt ein Becken bei Selachiern deutlich in die Erscheinung. Es stellt eine knorpelige Querspange dar, mit deren Außenrand die Bauchflosse jederseits in Verbindung steht. Lateralwärts sendet jene Querspange einen, besonders gut bei den Holocephalen ausgeprägten Fortsatz aus, der sich in der Körperwand dorsal emporzieht (Processus iliacus). Ein zweiter Fortsatz (Processus praepubicus), der uns bei Dipnoern, Amphibien, Reptilien und Säugern zum Teil

in viel stärkerer Ausprägung begegnen wird, entspringt lateralwärts auf der oralen Beckenkante. Auch die Andeutung eines Processus epipubicus (vergl. die Amphibien) scheint schon vorhanden zu sein.

Die gesamte Beckenspange der Selachier entspricht mit gewissen Einschränkungen jenem Beckenabschnitt der höheren Formen, den wir später als Pars ischio-pubica kennen lernen werden.

Dipnoi.

Bei den Dipnoern läuft die schmale, rein hyalin-knorpelige Beckenplatte in sechs Fortsätze, in zwei paarige und zwei unpaare, aus. Die vorderen paarigen sind stets in ein Myocomma eingebettet, dürfen

aber nicht mit einem Ilium verwechselt werden. An den hinteren paarigen Fortsätzen ist die freie Extremität vermittelt des sogenannten „Zwischenstückes“ befestigt. Der vordere unpaare Fortsatz des Dipnoërbeckens erstreckt sich in der ventralen Mittellinie dolchartig nach vorne. Er ist sehr lang und schlank ausgezogen, schließt nicht selten eine Höhle ein und kann als *Processus epipubicus* bezeichnet werden. Er wird uns beim Amphibien- und Amnioten-Becken wieder beschäftigen.

Amphibien.

Hatten wir es bei Dipnoern und Selachiern hauptsächlich mit einer, auf die vorderen Bauchdecken beschränkten, horizontal liegenden Platte, d. h. mit einer *ischio-pubica pelvis* zu tun, so sehen wir jetzt bei Amphibien einen zweiten Beckenabschnitt, die *Pars iliaca pelvis*, deutlich hervortreten. Letztere, das sogen.

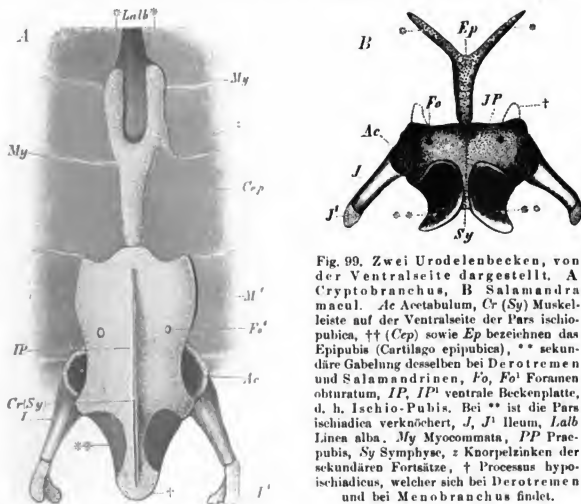


Fig. 99. Zwei Urodelenbecken, von der Ventralseite dargestellt. A *Cryptobranchus*, B *Salamandra macul.* Ac Acetabulum, Cr (Sy) Muskel-
leiste auf der Ventralseite der *Pars ischio-*
pubica, †† (Cep) sowie Ep bezeichnen das
Epipubis (*Cartilago epipubica*), ** sekun-
däre Gabelung desselben bei *Derotremen*
und *Salamandrin*en, Fo, Fo' Foramen
obturatum, IP, IP' ventrale Beckenplatte,
d. h. *Ischio-Pubis*. Bei ** ist die *Pars*
ischiadica verknöchert, J, J' Ileum, Lnlb
Linen alba, My Myocommata, PP Prae-
pubis, Sy Symphyse, z Knorpelzinken der
sekundären Fortsätze, † *Processus hypo-*
ischiadicus, welcher sich bei *Derotremen*
und bei *Menobranchus* findet.

Darmbein, ist also ein phylogenetisch jüngeres Element und erinnert an die Skapularpartie des Schultergürtels. Sie steht mit der Wirbelsäule in Verbindung, und letztere ist als eine Anpassungserscheinung an veränderte Lebensbedingungen (Fortbewegung auf dem Lande) aufzufassen. Der dadurch angebahnte Fortschritt macht sich nun, wie wir sehen werden, weiterhin in der Tierreihe unter gleichzeitiger Verbreiterung des dorsalen, auf immer zahlreichere Wirbel über-

greifenden Ilium-Endes in jenen Fällen noch deutlicher bemerklich, wo, wie bei Anuren und von den Krokodilen an aufwärts, in der ganzen höheren Wirbeltierreihe die Körperlast immer mehr auf die hinteren Extremitäten übertragen wurde, während die vorderen Gliedmaßen unter, in ganz bestimmter Richtung fortschreitender und auf die allmähliche Herausbildung eines Greiforgans gerichteter Differenzierung eine Entlastung erfuhren.

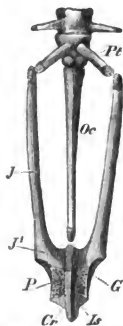


Fig. 100. Beckengürtel von *Rana esculenta* von der Ventralseite. *Cr* in der ventralen Mittellinie vorspringende Crista ischio-pubica, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I* Ilium, *Is* Ischium, durch die knorpelige Pars pubica *P* von einer Knochenzone (*J'*), welche in direktem Zusammenhang mit der Pars iliaca entsteht, getrennt, *Oe* Os coccygis, *Pt* Processus transversus des Sakralwirbels.

Was die Pars ischio-pubica betrifft, so unterliegt der Grad der Verschmelzung ihrer beiden Platten in der Medianlinie bei verschiedenen Amphibiengruppen den allermannigfachsten Modifikationen. Dasselbe gilt auch für den daselbst platzgreifenden Ossifikationsprozeß, der, wie wir später sehen werden, bei Reptilien in einem Knochendreistrahl (Os ilium, ischii und pubis) seinen Ausdruck findet¹⁾.

Was nun die Anuren anbelangt, so zeichnet sich ihr Becken vor demjenigen der Urodelen durch folgende charakteristische Merkmale aus. Erstens erscheint die Pars iliaca in Anpassung an die eigenartige Bewegungsweise der Anuren jederseits in einen langen, schlanken Stab ausgezogen; zweitens ist die bei Urodelen horizontal ausgebreitete Beckenplatte (Pars ischio-pubica) bei Anuren (im erwachsenen Zustande) gleichsam von beiden Seiten her zusammengeschoben (Fig. 100), so daß ein ventralwärts scharf ausspringender Kiel entsteht, und drittens wird die dadurch in querrer Richtung sehr schmal erscheinende Beckenplatte von dem Nervus obturatorius nicht durchbohrt, sondern ist durch und durch solid.

Reptilien.

Anknüpfungen an das Amphibienbecken finden sich bei gewissen fossilen Formen, wie z. B. bei *Palaeohatteria* und *Plesiosauriern*, dann aber auch bei der recenten *Hatteria* und den *Cheloniern*.

Die charakteristischsten Merkmale des Reptilienbeckens gegenüber demjenigen der Amphibien bestehen in folgenden vier Hauptpunkten: in einer ungleich schärferen Differenzierung des Schambeins, in einem proximal gerichteten Abrücken desselben vom Sitzbein, in einem stärker entwickelten, an seinem vertebralen Ende zuweilen sich ver-

¹⁾ Eine eigenartige Form zeigt die Bauchplatte des *Menobanchus*- (*Necturus*-) Beckens. Sie wächst cranialwärts in einen dolchartigen Fortsatz aus, der an den *Processus epipubicus* des *Dipnoer*beckens erinnert. Ob und inwieweit er mit der *Cartilago epipubis* des Salamanderbeckens homologisiert werden kann, steht dahin.

breiternden Darmbein und endlich in einem solideren, auf einem intensiveren Ossifikationsprozeß beruhenden Charakter im allgemeinen.

Bei *Hatteria* und *Plesiosaurus* sind die Schambeine von den Sitzbeinen noch nicht sehr weit abgerückt; es besteht also noch kein sehr weites Foramen pubo-ischiadicum. Von dem Hatteriabecken ist das der Chelonier leicht abzuleiten, welches im übrigen bei den verschiedenen Genera sehr verschiedene Formverhältnisse zeigt (vergl. Fig. 101 und Fig. 102 A–D).

Stets aber fällt das Foramen obturatorium mit dem Foramen pubo-ischiadicum zusammen.

Bei *Emys* und *Testudo* stoßen die medialen Enden der Scham- und Sitzbeine zusammen, so daß das Foramen pubo-ischiadicum auch von der medialen Seite her knöchern umrahmt wird. Im

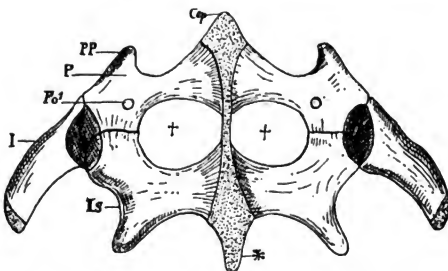


Fig. 101. Becken der *Hatteria*. Ventrale Ansicht. *Cep* Cartilago epipubis, *Fo¹* Foramen obturatum, *I* Ilium, *Is* Ischium, *P* Pubis, *PP* Praepubis, †† zwei große Öffnungen, welche *P* und *Is* voneinander trennen (Foramen pubo-ischiadicum), * *Processus hypo-ischiadicus*, welcher sich bei anderen Reptilien vom Becken losgliedern kann.

Gegensatz dazu weichen dieselben Knochen bei *Chelone* und *Trionyx* weit auseinander und sind nur noch durch ein Ligament, bzw. durch einen schmalen, medianen Knorpel verbunden, an welchem man übrigens noch ein rudimentäres Epipubis unterscheiden kann. Das Becken der Lacertilier, welches ontogenetisch noch primitive Zustände erkennen läßt, zeichnet sich durch einen schlanken Charakter aus, und die spangenartigen Scham- und Sitzbeine sind durch sehr geräumige Foramina pubo-ischiadica voneinander getrennt. Zwischen diesen beiden Öffnungen, welche in ihrer typischen Form durch Verwachsung der lateralen und medialen Enden des Pubis und des Ischium zustande kommen, liegt in der Medianlinie ein knorpelig-fibröser Strang. (*Ligamentum medianum pelvis*), welcher sich nach vorne in die pllockartig eingekeilte *Cartilago epipubis* und nach hinten in das Hypoischium s. *Os cloacae* fortsetzt (Fig. 103, *Lg. Cep, Hp Is*). Dies sind die letzten Spuren der in embryonaler Zeit miteinander zusammenfließenden, medialen Partien der Scham- und Sitzbein-Anlagen.

Während sich eine gewisse Verwandtschaft zwischen dem Saurier- und dem Chelonierbecken nicht verkennen läßt, begegnen wir bei Krokodilen Verhältnissen, welche auf eine ganz eigenartige Entwicklungsrichtung hinweisen (Fig. 104). Aus diesem Grunde und auch wegen seiner wichtigen Beziehungen zu ausgestorbenen Reptilienformen hat das Krokodilierbecken das Interesse der Morphologen von jeher in ganz besonderem Maße erregt.

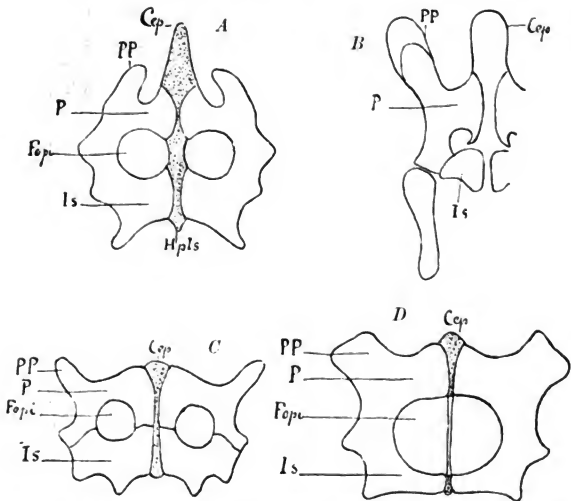


Fig. 102. **A** Becken von *Macrochelys* nach G. Baur, **B** Becken von *Sphargis coriacea* aus D'Arcy Thompsons Manuskript, Kopie nach Hoffmann, **C** Typus des Beckens von *Testudo*, **D** derselbe von *Chelone*. *Cep* Cartilago epipubis, *Fopi* Foramen pubo-ischiadicum, *Hpls* Processus hypo-ischiadicus, *Is* Ischium, *P* Pubis, *PP* Praepubis.

Das Schambein liegt in der Embryonalzeit noch rein transversell, richtet sich dann aber später ganz steil nach vorne und führt so durch seine ganz eigenartige Lage zur Bildung von sehr weiten Foramina pubo-ischiadica. Diese schliessen zugleich die Foramina obturatoria mit in sich ein und werden in der Medianlinie durch einen fibrösen Strang voneinander getrennt.

Somit wiederholen sich ontogenetisch im Prinzip dieselben Lageverschiebungen, wie wir ihnen auch schon bei Chelonieren und Sauriern begegnet sind, allein sie erfahren hier durch bestimmte mechanische Einflüsse (voluminöser Dottergang des Embryo) eine

bedeutende Steigerung. Alle drei Beckenteile verknorpeln für sich, fließen aber später in der Acetabulargegend, welche eine Durchbrechung zeigt, zu einer Masse zusammen. Hierauf kommt es wieder zu einer Kontinuitätstrennung, insofern das Pubis sich ablöst und seine ursprünglich selbständige Stellung gleichsam wieder zurückerobert. Damit aber hat der Differenzierungsprozeß an jener Stelle noch nicht sein Ende erreicht, sondern es schnürt sich vom Processus acetabularis ilei ein Abschnitt los und wird zu der sogenannten Pars acetabularis des Krokodilierbeckens (Fig. 104, B). Es handelt sich dabei also um kein primitives, etwa von niederen Reptilien oder gar von den Amphibien her vererbtes Skelettstück, d. h. um kein rudimentäres Organ, sondern um eine neue, sekundäre Erwerbung, welche auch bei Vögeln und Säugetieren eine große Rolle zu spielen berufen ist.

Die Pars iliaca pelvis des Krokodilbeckens wächst dorsalwärts immer mehr aus und verbreitet sich nach Erreichung der Wirbelsäule so stark in proximo-distaler Richtung, wie dies bei keinem anderen recenten Reptil oder Amphibium der Fall ist. In weiterer Fortbildung begegnen wir diesem Bestreben der Darmbeine, eine immer größere Zahl von Wirbeln in ihren Bereich zu ziehen, bei gewissen fossilen Reptilien und bei Vögeln, und hier wie dort ist die Ursache dafür in statischen und mechanischen Momenten zu suchen. Die hintere Extremität wird dadurch befähigt, das Gewicht des Rumpfes, unter gleichzeitiger Entlastung seines vorderen Abschnittes, auf sich zu übernehmen¹⁾.

Vögel.

Das Becken der Vögel zeichnet sich durch zwei charakteristische Merkmale aus, erstens durch die mächtige Entfaltung der Pars iliaca, welche, namentlich kopfwärts stark auswachsend, immer

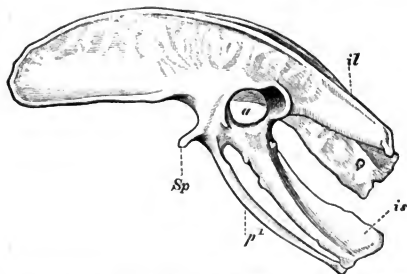


Fig. 105. Becken von *Apteryx australis*, seitliche Ansicht nach Marsh. a Acetabulum, il Ileum, isch Ischium, pⁱ Pubicum, Sp Spina iliaca.

¹⁾ Bei schlangenartigen Sauriern zeigt sich das Becken rückgebildet, und bei Amphibianen, wo die Verbindung mit der Wirbelsäule gelöst erscheint, sind nur Rudimente des Ileum und Pubis vorhanden. Auch bei gewissen Schlangen finden sich nur noch Reste des Pubis.

mehr Wirbel in ihren Bereich zieht (vergl. die Wirbelsäule), und zweitens durch das nach hinten gerichtete Schambein, welches dadurch eine mit der postacetabularen Darmbeinpartie parallele Lage gewinnt (Fig. 105). Diese kommt aber in embryonaler Zeit erst ganz allmählich zustande, insofern Schambein und Sitzbein ursprünglich eine, an fossile und recente Saurier erinnernde, senkrechte Lage zum Darmbein besitzen. Die distalen Enden der Schambeine konvergieren miteinander in verschiedenem Grade und können sogar eine Art von Symphyse bilden.

Säuger.

Bei Säugern, wo die Darmbeine, wie dies auch schon für Anuren und Sauropsiden gilt, praeacetabular, die Sitzbeine aber postacetabular liegen, bleiben die einzelnen Beckenstücke lange Zeit durch Knorpelzonen getrennt; erst später fließen sie zu einer Masse („Hüftbein“) zusammen. Stets spielt das am spätesten zur Konkreszenz kommende Schambein beim Aufbau des Acetabulums den anderen Knochen gegenüber eine untergeordnete Rolle, ja es ist bei den meisten Säugern sogar gänzlich davon ausgeschlossen. Da-



Fig. 106.

Fig. 106. Becken des Menschen, rechte Hälfte von außen. *Fo* Foramen obturatum. *O. ilei* (*H*), *O. ischii* (*Is*) und *O. pubis* (*P*) im Acetabulum noch getrennt.

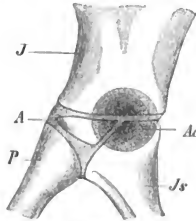


Fig. 107.

Fig. 107. Lagebeziehungen der sogenannten Pars acetabularis mit Zugrundelegung der Verhältnisse bei *Viverra civetta*. *A* Os acetabuli, *Ac* Acetabulum, *I* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum.

gegen beteiligt sich am Aufbau des Acetabulums das beim Krokodilbecken schon erwähnte *Os acetabuli*, welches im Laufe der Entwicklung mit einem der drei Beckenknochen verschmilzt (Fig. 106, 107). Der Winkel, welchen die Achsen des Darm- und des Kreuzbeins miteinander erzeugen, wird von den Monotremen an durch die Reihe der Säugetiere hindurch bis zu den Nagern immer spitzer. Das Darmbein verbindet sich mit einer sehr verschieden großen Zahl von Wirbeln.

Der ursprüngliche Typus einer Sitz- und Schambein-Symphyse, welche eine langgestreckte Beckenform bedingt, findet sich noch bei Monotremen, Beuteltieren, vielen Nagern, Huftieren, Karnivoren, sowie bei Insektenfressern,

bei welch letzteren die größte Mannigfaltigkeit im Aufbau des Beckengürtels herrscht. Bei manchen Insektenfressern und Karnivoren, noch ausgeprägter aber bei den höchsten Formen, den Primaten, kommt es mehr und mehr nur zu einer Verbindung der beiden Schambeine (*Symphysis pubis*)¹⁾. Das Foramen obturatum ist stets rings von Knochen umrahmt²⁾.

Von besonderem Interesse sind die bei Schnabel- und Beuteltieren beiderlei Geschlechts am vorderen Rand der Schambeine sich erhebenden Knochen, welche als **Beutelknochen**

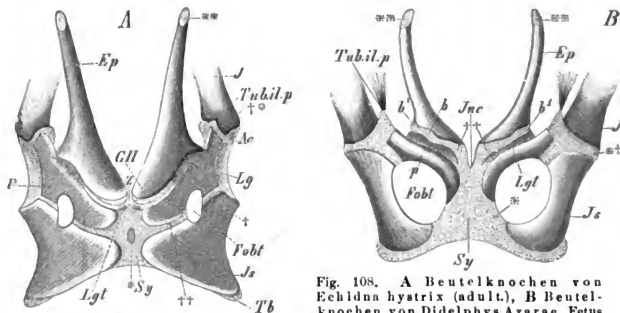


Fig. 108. A Beutelknochen von *Echidna hystrix* (adult.), B Beutelknochen von *Didelphis Azarae*, Fetus

von 5,5 cm Länge. Allgemein gültige Bezeichnungen: *Ep* Epipubis (Os marsupiale), *Fobt* Foramen obturatum, *J* Ileum, *Js* Os ischii, *Lg* und *Lgt* Ligamente zwischen der Sockel-partie des Epipubis und dem Pubis, *P* Pubis, *Sy* Symphysis ischio-pubica, *Tubil.p*, Tuberculum ileo-pectineum, ** Knorpelapophysen am vorderen Ende des Epipubis.

Spezielle Bezeichnungen auf Fig. 108 A: *GH* Gelenkhöhle zwischen dem Sockel der Beutelknochen (Epipubis) und dem Schambein, *Tb* knorpeliges Tuber ischii, *Z* zungenartiger Vorsprung am vorderen Schambeinrand, †*, †, †† Sutura ileo- und ischio-pubica.

Spezielle Bezeichnungen auf Fig. 108 B: *b* knorpeliger Sockel der Beutelknochen, *b'* äußere Ecke desselben, †† knorpelige, mit der Cartilago interpubica zusammenhängende Ursprungsschenkel der Beutelknochen, * und *† Sutura ischio-pubica und ileo-ischiiadica.

(*Ossa marsupialia*) bezeichnet werden. Sie verlaufen in mehr oder weniger divergierender Richtung nach vorn, liegen in den Wandungen der Unterbauchgegend eingeschlossen und dienen Muskeln zum Ursprung, resp. Ansatz.

Die Beutelknochen bilden einen integrierenden Bestandteil des Beckens und lassen sich bei jungen Beutlern in ihrem direkten Zusammenhang mit dem Symphysenknorpel deutlich nachweisen (Fig. 108 B). Ihre Losgliederung ist erst ein sekundärer Vorgang, und im An-

¹⁾ Bei Insektivoren (Maulwurf, Spitzmaus) fehlt eine Symphysenbildung, so daß hier das Becken ventralwärts ganz offen ist.

²⁾ Der Schwund der Hinterextremitäten ist natürlich auch von Einfluß auf den Beckengürtel, so daß letzterer z. B. bei Wälrtieren auf zwei in den Leibesdecken steckende Knochen reduziert ist. Diese sind als rudimentäre Scham-Sitzbeine zu betrachten. Die Bartenwale besitzen außerdem noch ein Rudiment des Femur und der Tibia.

schluß daran bildet sich dann ein richtiges Gelenk mit Kapsel und Höhle zwischen ihnen und dem vorderen Rand des Schambeines aus.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Beutelknochen auf jenen Fortsatz zurückzuführen sind, den ich beim Dipnoër, Urodelen- und Reptilienbecken als *Processus epipubicus* bezeichnet habe.

Wenn diese Annahme berechtigt ist, so kann das Epipubis als eines der zähesten und andauerndsten Skelettelemente der Wirbeltiere im allgemeinen bezeichnet werden. Von den Amphibien an erscheint dasselbe unter dem Gesichtspunkt eines, die Bauchdecken stützenden und festigenden Apparates, welcher bei jenen primitiven Säugern diese Funktion in Anpassung an die Brutpflege betätigt.

Freie Gliedmaßen.

Fische und Dipnoër.

Bei **Selachiern** verbindet sich die Brustflosse mit dem Schultergürtel gewöhnlich durch drei Knorpelstücke, die als *Propterygium*,

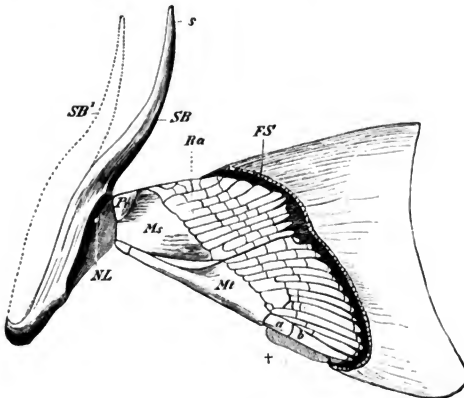


Fig. 109. Schultergürtel und Brustflosse von *Heptanchus*. *SB*, *SB¹* Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das *Propterygium*, *Meso-* und *Metapterygium*, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Achse des *Metapterygium* liegender Hauptstrahl der Flosse, *†* ein jenseits des letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *Fs* durchschnittene Hornfäden.

Meso- und *Metapterygium* unterschieden werden. An diese reiht sich in mosaikartiger Anordnung ein Komplex kleinerer Knorpelstückchen, die durch kurzes, straffes Bindegewebe untereinander ver-

lötet sind. In peripherer Richtung schließen sich daran die früher schon erwähnten Hornfäden, wodurch (unter Zuhilfenahme der Haut) die ganze Flosse eine mächtige Flächenausbreitung erhält.

Von den erwähnten drei Basalstücken spielt das im Embryo zuerst sich anlegende Metapterygium die Hauptrolle, und die in seiner axialen Verlängerung liegenden peripheren Knorpelspangen stellen zusammen mit ihm den Hauptstrahl der ganzen Flosse dar. An diesen reihen sich die sekundären Strahlen an, und zwar findet dies im wesentlichen nur auf einer Seite statt (uniserialer

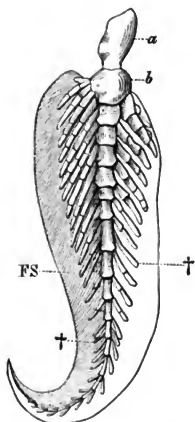


Fig. 110.

Fig. 110. Brustflosse von *Ceratodus Forsteri*. *a*, *b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite erhalten sind.

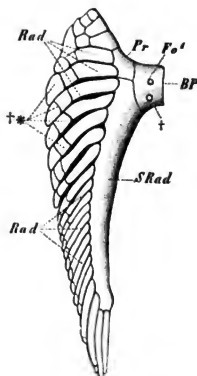


Fig. 111.

Fig. 111. Rechte Bauchflosse von *Heptanchus*, von der Ventralseite, *BP* Beckenplatte, *Fo¹*, † Nervenlöcher, *Pr* Propterygium, *Rad*, *Rad* Radien, welche bei †* sekundäre Abgliederungen zeigen, *S Rad* Stammradius s. Metapterygium.

Flossentypus); nur in wenigen Fällen finden sich auch noch einige Strahlenspurten auf der gegenüberliegenden Seite (biserialer Flossentypus). Letzteres Verhalten wird nun aber typisch bei den *Dipnoërn*, und hier namentlich bei *Ceratodus*, wo noch keine so starken Rückbildungen aufgetreten sind, wie bei *Protopterus* (vergl. Fig. 89) und *Lepidosiren*. Bei *Ceratodus* also tritt uns eine exquisit biserial Flossenform entgegen, und zwar stimmt hier die vordere mit der hinteren Extremität in ihrem Aufbau so gut wie ganz überein. Hier wie dort unterscheidet man einen aus knorpeligen Gliedstücken bestehenden Haupt- oder

Mittelstrahl, an den sich rechts und links eine große Zahl von ebenfalls gegliederten Nebenstrahlen anreihen, ohne daß man jedoch dabei von einer strengen Symmetrie sprechen kann. So entsteht das Bild eines Federbartes, und der Vergleich liegt um so näher, als sich in peripherer Richtung noch eine Menge dicht gedrängter Hornfäden anschließen (Fig. 110). Das oberste (basale) Stück des Hauptstrahles, welches keine Nebenstrahlen trägt, steht in Gelenkverbindung mit dem Schultergürtel und entspricht sicherlich einem der drei Basalstücke der Selachierflosse, ob aber einem Meso- oder Metapterygium, läßt sich vorderhand nicht entscheiden¹⁾.

Was nun die Bauchflosse der Selachier betrifft, so ähnelt sie der vorderen, doch bleibt sie auf niedrigerer Entwicklungsstufe stehen, was sich vor allem in einer Beschränkung der Zahl der Basalglieder ausspricht.

Ein Mesopterygium legt sich nie mehr an, und auch das Propterygium ist mehr oder weniger rudimentär und kann auch ganz fehlen (Chimären), so daß das Metapterygium hier so gut wie bei der Vorderextremität die Hauptrolle zu spielen berufen ist und häufig allein noch von allen drei Basalia persistiert²⁾.

Bei Ganoiden, und noch mehr bei Teleostiern, erfährt das seiner Hauptanlage nach von den Selachiern her vererbte Flossenskelett eine bedeutende Rückbildung, und es läßt sich infolge des Auftretens knöcherner Elemente ein primäres und ein sekundäres (dermales) Skelett unterscheiden.

In der Brustflosse der Knorpelganoiden findet sich bei den verschiedenen Vertretern dieser Gruppe eine wechselnd große Zahl von Knorpelstrahlen, von denen drei bis fünf den Schultergürtel erreichen können. Bei Knochenganoiden (*Amia*, *Polypterus*) kommt es zur Entwicklung von zwei starken Randstrahlen, welche (bei *Polypterus* verknöchert) proximalwärts konvergieren und so eine mittlere Radiengruppe vom Schultergürtel ausschließen (Fig. 112).

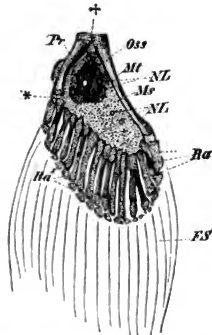


Fig. 112. Brustflosse von *Polypterus*. *Fz* Flossenstrahlen, *Mt* und *Pr* stellen knöcherne Randstrahlen, *Ms* den von letzteren umschlossenen, mittleren Bezirk mit einem Ossifikationsherd (*Oss*) dar, *Nl*, *Nl* Nervenlöcher, *Ra*, *Ra*¹ Radien erster und zweiter Ordnung. Bei † stoßen die knöchernen Randstrahlen zusammen und schließen den mittleren Bezirk von der Schulterplanne aus (vergl. Fig. 132 B).

¹⁾ Die paarigen Flossen des *Ceratodus* sind nicht mehr nur bloße Schwimm- und Steuerorgane, sondern sie haben bereits begonnen, neuen Funktionen zu dienen, d. h. der Körper wird in der Ruhelage durch Anstemmen der Flossen leicht über den Boden erhoben und vielleicht auch vorwärts geschoben. Ganz ähnlich verhält es sich mit *Polypterus*.

²⁾ Mit dem distalen Ende des Metapterygiums, und zwar in dessen Achsenverlängerung liegend, verbindet sich eine Anzahl von Knorpelstückchen, sog. Basalaushänge, welche beim Männchen als Begattungsorgane (s. diese) fungieren.

Was die Bauchflosse der Knorpelganoiden betrifft, so ist es schwer zu entscheiden, ob es sich dabei um Rückbildungen oder vielleicht noch um sehr primitive Verhältnisse handelt. Zunächst fehlt in der Regel eine mediale Verbindung beider Hälften; was aber wichtiger ist, das ist die bei den meisten Formen, wie z. B. bei *Polyodon folium* (Fig. 113), zu beobachtende Gliederung des Basalstückes in eine stattliche Zahl von Einzelteilen.

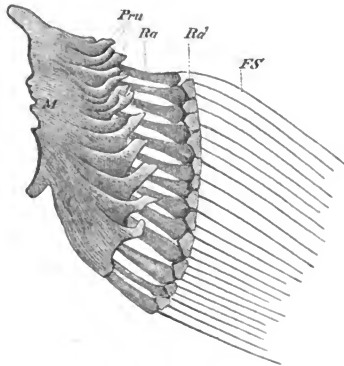


Fig. 113. Rechte Hinterextremität von *Polyodon folium* (Dorsalseite, junges Exemplar). *M* Metapterygium, *Pru* Processus uncinati (Processus iliaci, Thacher, Mivart, Davidoff). *Ra*, *Ra'* Radien erster und zweiter Ordnung, *FS* Flossenstrahlen.

Das Basalstück ist also polymeren Charakters, und diese Tatsache ist hinsichtlich der Lehre von der segmentalen Anlage der Extremitäten sehr zu beachten.

Bei den Teleostiern handelt es sich an der Brust- wie an der Bauchflosse um sehr starke Rückbildungsprozesse, dennoch aber liegt auch ihnen — die Entwicklungsgeschichte beweist dieses — derselbe Bildungsplan zugrunde. Auf Einzelheiten kann aber hier nicht weiter eingegangen werden.

Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmaßen der höheren Wirbeltiere.

So leicht sich auch das Flossenskelett sämtlicher Hauptgruppen der Fische auf einen Grundtypus zurückführen läßt, so schwierig erscheint von hier aus die Anknüpfung an die Extremitäten der Amphibien. Zwischen beiden scheint eine tiefe, auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführende Kluft zu existieren, und eine sichere Antwort auf die Frage: wie ist aus der nur für das Wasser

ingerichteten Flosse die Gliedmaße eines luftatmenden, für die Bewegung auf dem Lande bestimmten Wirbeltieres, eines Urlurchs, entstanden? — ist vorderhand nicht möglich. Ob die Lösung dieses kardinalen Problems in befriedigender Weise durch künftige paläontologische Forschungen zu erwarten steht, muß die Zukunft lehren.

Eines aber läßt sich doch mit einiger Wahrscheinlichkeit behaupten, daß nämlich das Extremitäten-Skelett der terrestrischen Tiere, das sogen. Chiropterygium, vom Ichthyopterygium der Knorpelfische aus seine Entstehung genommen hat. Ob und wie weit aber die einzelnen Gliedmaßenanteile beider Gruppen aufeinander zurückgeführt werden können, wie also aus der als ein-

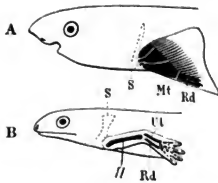


Fig. 114.

Fig. 114. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der freien Extremität zum Rumpf bei Fischen (A) und beiterrestrischen Wirbeltieren (B). *H* Humerus, *Mt* Metapterygium mit Radien (*Rd*), *Rd* (in Fig. B) = Radius, *S* Schultergürtel, *Ul* Ulna.

Fig. 115. Hintere Extremität eines Molches (*Spelerpes fuscus*). *Dg* Digiti mit den Phalangen *Ph*, *Ph*, *Fe* Femur, *Fi* Fibula, *Mt* Metatarsus mit seinen fünf Strahlen *I*–*V*, *T* Tibia, *T* Tarsus, welcher aus dem Zentrale *c*, dem Intermedium *i*, dem Tibiale *t*, dem Fibulare *f* und dem Tarsale *I*–*5* besteht.

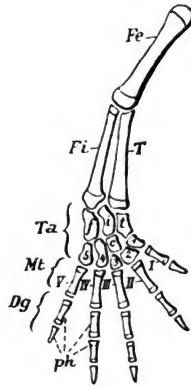


Fig. 115.

facher Hebel fungierenden Flosse bei der terrestrischen Extremität ein System von Hebeln geworden ist, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Die vorderen Extremitäten der terrestrischen oder tetrapoden Wirbeltiere dienen im wesentlichen zum Ziehen, die hinteren zum Schieben, und darauf beruht eine Stellungsänderung der Extremitäten zum Rumpf, bzw. eine feste Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule sowie eine Stellungsänderung von Oberarm und Vorderarm, von Oberschenkel und Unterschenkel zueinander. (Winkel nach vorne, Winkel nach hinten offen!) Ein weiterer Unterschied besteht zwischen Hand- und Fußstellung, sowie zwischen Fingern und Zehen, und all dieses beruht auf funktionellen Anpassungen, die sich bereits bei Amphibien anbahnen und bei höheren Vertebraten, wo die vordere Extremität eventuell zu einem Greiforgan wird, noch

ungleich mehr an Bedeutung gewinnen, so daß die Differenzen zwischen vorderer und hinterer Extremität immer schärfer hervortreten.

Für alle über den Fischen und Dipnoern stehenden Wirbeltiere gilt ein gemeinsamer Grundtypus des freien Gliedmaßenskelettes, und zwar sowohl an der vorderen, wie an der hinteren Extremität.

Stets handelt es sich um eine Gliederung in vier Hauptabschnitte, die man einerseits als Oberarm (Humerus), Vorderarm (Antibrachium), Handwurzel (Carpus) und Hand (Manus), andererseits als Oberschenkel (Femur), Unterschenkel (Crus) Fußwurzel (Tarsus) und als Fuß (Pes) bezeichnet. Während der dem Metapterygium entsprechende Oberarm- oder Oberschenkelknochen immer unpaar ist, so daß also stets nur ein einziges Basalstück mit dem Gliedmaßengürtel sich verbindet, treten im Vorderarm, wie im Unterschenkel, zwei Knochen auf. Die ersteren heißen Radius und Ulna, die letzteren Tibia und Fibula. Auch die Hand und der Fuß zerfallen in zwei Abschnitte, in die Mittelhand und in den Mittelfuß (Metacarpus, Metatarsus), sowie in die aus den sogen. Phalangen bestehenden Finger und Zehen (Digit).

Die beiden oberen (proximalen), sowie der unterste (distale) Abschnitt der Extremitäten bestehen aus mehr oder weniger langen, zylindrischen Knochen, die wegen ihres durch die ganze Wirbeltier-Reihe hindurch prinzipiell gleichartigen Verhaltens weniger Interesse bieten, als das stark variierende Hand- und Fußwurzel-skelett. Gleichwohl ist auch für diese beiden ein Grundtypus festzustellen, und zwar folgender: Stets handelt es sich um einen aus kleinen Stückchen bestehenden Knorpel- oder Knochenkomplex. Um ein Os centrale, das auch doppelt vorhanden sein kann, liegt ein Kranz von weiteren Stücken, unter welchen man drei proximale und eine wechselnde Anzahl (4—6) distale unterscheiden kann. Erstere werden wegen ihrer Lagebeziehungen zu den Knochen des Vorderarmes, resp. Unterschenkels als Radiale (Tibiale), Ulnare (Fibulare) und als Intermedium, letztere als Carpalia, resp. Tarsalia I—VI (sensu strictiori) unterschieden. Dabei wird von der radialen, beziehungsweise von der tibialen Seite aus gezählt.

Amphibien.

Über die Deutung der einzelnen Karpal- und namentlich der Tarsal-Elemente der Amphibien gehen die Meinungen noch stark auseinander, und aus diesem Grunde habe ich vorläufig noch die früheren Zahlen und Bezeichnungen beibehalten.

Bei Urodelen, wie bei Anuren, trägt die Hand in der Regel nur 4 (d. h. 1—4), der Fuß dagegen 5 Finger (Zehen). Dazu können noch Spuren eines Anhangs kommen, den man als „sechste Zehe“ bezeichnet. Bei den Urodelen entspricht das Hand-, bzw. das Fuß-Skelett im allgemeinen dem Verhalten, welches auf Fig. 115 dargestellt ist, doch kann es auch zu Verschmelzungen einer größeren

oder kleineren Zahl von Carpalia oder Tarsalia kommen. Ähnliches gilt auch für die Anuren, doch verschmelzen hier auch noch Radius und Ulna. Das Intermedium ist bei Anuren weder im Carpus noch im Tarsus mit Sicherheit mehr nachzuweisen, und die Unterschenkelknochen sind zu einem Stück vereinigt. Tibiale und

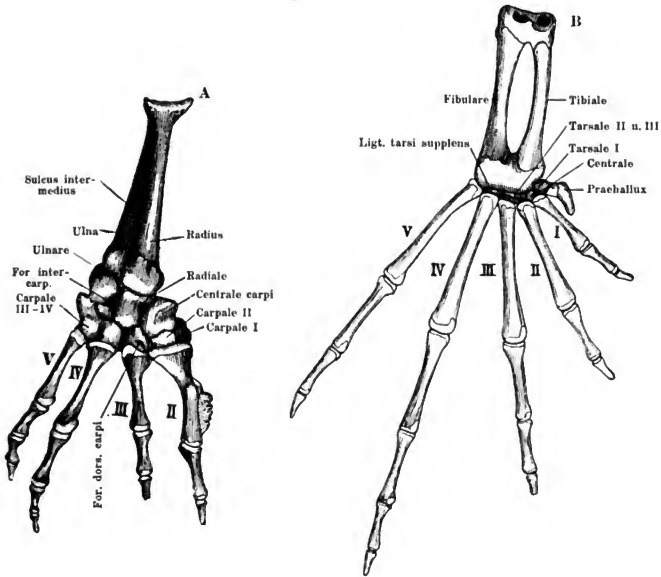


Fig. 116 A. Vorderarm und Hand von *Rana esculenta*. ♂ Rechte Extremität, Dorsalseite, Vergrößert. B Rechter Fuß von *Rana esculenta*, Dorsalseite, 2 mal nat. Größe. Beide Figuren nach E. Gaupp.

Fibulare sind zu zwei langen zylindrischen Knochen ausgewachsen, und diese, sowie auch die Länge der hinteren Extremität überhaupt, stehen in Korrelation mit der Umbildung der hinteren Extremität zu einem Sprungorgan.

In der distalen Reihe des Carpus legen sich bei Anuren ursprünglich noch vier diskrete Stücke an, doch kann es durch sekundären Zusammenfluß zu einer Verminderung dieser Zahl kommen. In seltenen Fällen ist noch ein fünftes Carpale vorhanden.

In der distalen Tarsus-Reihe erscheinen das Tarsale II und III als die konstantesten Elemente, doch können auch diese zusammen-



Fig. 117. *Pterodactylus*, nach Goldfuß. (Das Handskelett ist korrigiert.) Der lang gestreckte Finger stand mit der Flughaut in Verbindung.

fließen. Tarsale IV und V sind in der Regel durch eine Bandmasse ersetzt. Die Metatarsalknochen, sowie die Phalangen, zwischen welchen sich die Schwimmhaut ausspannt, sind bei Anuren sehr lang und schlank.

Reptilien.

Während viele Reptilien (Saurier, Krokodile, Chelonier) bei der Fortbewegung zwischen der ventralen Rumpffläche und dem Boden einen nur geringen Abstand halten, kommen doch auch Formen vor, wo die Gliedmaßen schon als höher organisierte Stützapparate fungieren. Dies beweisen z. B. gewisse fossile Formen, bei welchen, wie z. B. bei den Dinosauriern, die Ortsbewegung wesentlich oder allein durch die hintere Extremität geleistet wurde (*Allosaurus*, *Compsognathus*). Dadurch wurde die vordere Gliedmaße mit anderen Leistungen betraut, wie dies auch für die Pterosaurier gilt, von welchem später noch die Rede sein wird. (Vergl. auch die zu einem Flugorgan in anderer Art umgebildete Vordergliedmaße der Vögel.)

Wie im Schulter- und Beckengürtel, so schließen sich die Chelonier, bei welchen sogar noch ein doppeltes Centrale auftreten kann, auch in ihrem Carpusbau am nächsten an die Urodelen

an; allein eine Einigung bezüglich der Deutung der einzelnen Elemente ist bis dato noch nicht erzielt. Ähnliches gilt auch für die

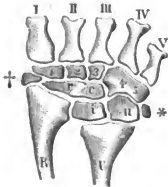


Fig. 118.



Fig. 119.



Fig. 120.

Fig. 118. Carpus von *Emys europaea*, rechte Seite von oben. I—V die fünf Metacarpen, i Intermedium, R, U Radius und Ulna, r, c Radiale und Centrale zusammengefloßen, u Ulnare, 1—5 die Carpalia, wovon 4 und 5 miteinander verschmolzen sind, † und * ein am ulnaren und radialen Rand gelegenes Skelettstück (Andeutung eines achten und siebenten Strahles), * entspricht dem † auf Fig. 119 und 120, d. h. einem Pisiforme.

Fig. 119. Carpus von *Lacerta agilis*, linke Seite von oben. c Centrale, I—V die fünf Metacarpen, i Intermedium, r Radiale, welches bei Embryonen noch aus zwei Elementen besteht. Das radialwärts gelegene ist das Carpale des Praepollex, U, R Ulna, Radius, u Ulnare, 1—5 die fünf Carpalia, † Rest eines reduzierten Strahles (Pisiforme).

Fig. 120. Carpus von *Alligator lucius* (junges Tier), rechte Seite von oben. C Centrale, I—V die fünf Metacarpen, R, U Radius, Ulna, r Radiale, u Ulnare. 1—5 die fünf noch nicht ossifizierten Carpalia, wovon 1 und 2, sowie 3, 4 und 5 je zu einem Stück zusammengefloßen sind, † Rest eines reduzierten Strahles (Pisiforme).

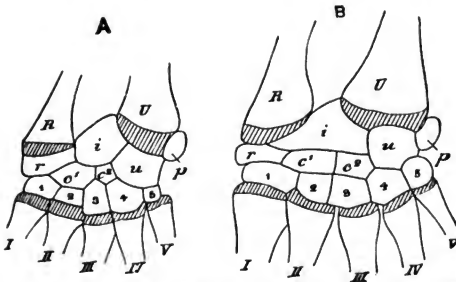


Fig. 121. Carpus von *Hatteria* (*Sphenodon*) *punctata* (A) und *Emydura* *Krefftii* (B). Nach G. Baur. c' radiale centrale, c'' ulnare centrale, I—V erster bis fünfter Metacarpus, i intermedium, p ulnare Sesamoid (Pisiforme), R Radius, r radiale, U Ulna, u ulnare, 1—5 Carpalia.

Saurier, unter welchen *Hatteria* einen sehr primitiven Carpusbau aufweist; derselbe hat vieles mit demjenigen der Chelonier gemein.

Bei allen Reptilien sind meist fünf Finger, resp. Zehen ausgebildet, doch kommen auch Reduktionen vor. Finger und Zehen sind in ihren Einzelgliedern viel beweglicher als bei Amphibien.

Die Krokodilier haben sich, wie dies auch für die Saurier gilt, in ihrem Carpus- und Tarsusbau von der Ausgangsform weiter entfernt als die Chelonier. So fehlt bei den Krokodiliern jede Spur eines Intermediums. Sie besitzen in der proximalen Karpalreihe zwei sanduhrförmige Knochen, wovon der eine, größere, als Radiale, der andere, kleinere, als Ulnare zu deuten ist. Seitlich von diesem existieren auch hier die Spuren eines sechsten Fingers.

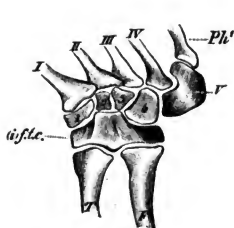


Fig. 122.

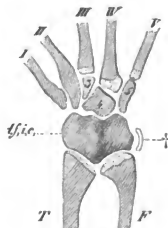


Fig. 123.

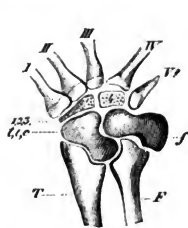


Fig. 124.

Fig. 122. Tarsus von *Emys europaea*, rechte Seite von oben. *F* Fibula, *I—V* die fünf Metatarsalia, (*i.f.t.e.* die zu einem Stück vereinigten Tarsalia (Intermedium [?], Fibulare, Tibiale, Centrale) der ersten Reihe, *1—4* Tarsalia der zweiten Reihe, *Ph*¹ erste Phalanx des fünften Fingers, *T* Tibia.

Fig. 123. Tarsus von *Lacerta muralis*, rechte Seite von oben. *F* Fibula, *I—V* die fünf Metatarsen, *T* Tibia, *t, i, c* der einem Tibiale, Intermedium und Centrale entsprechende Knochen der proximalen Reihe, *3—5* die drei Tarsalia der distalen Reihe, † Sesambein (Anlage eines sechsten Strahles im Tarsus der Ascalaboten).

Fig. 124. Tarsus vom Krokodil, rechte Seite von oben. *F* Fibula, *f* Fibulare (Calcaneus), *I—IV* erster bis vierter Metatarsus, *T* Tibia, *t, i, c* das zu einem Astragalus vereinigte Tibiale, Intermedium und Centrale, *V*? Tarsale und Metatarsale 5, *1—3* erstes bis drittes Tarsale, zu einem Stück zusammengefloßen, *4* viertes Tarsale.

Das Centrale liegt am radialen Rand, und die distale Reihe der Carpalia tritt gegen die proximale stark in den Hintergrund. Der vierte und fünfte Finger erscheinen den übrigen Fingern gegenüber stark reduziert¹⁾.

Die Tibia beginnt schon in der Reihe der Reptilien allmählich das Übergewicht über die Fibula zu erlangen, d. h. sie bildet sich zum wichtigen Stützelement heraus.

Der Tarsus, zumal in seinem proximalen Abschnitt, erfährt bei allen Reptilien durch vielfache Verschmelzung der Einzelstücke eine

¹⁾ Von Interesse ist das Handskelett der fossilen Flugsaurier, bei denen der vierte, bezw. der fünfte (ulnare) Finger sich zu einem langen, vielfach gegliederten Stab verlängerte, welcher zur Ausspannung der Flughaut diente (*Pterodactylus*, *Rhamphorhynchus phyllurus*) (Fig. 117).

Die an Elementen sehr reiche Enaliosaurierflosse (*Ichthyosaurus* etc.) mit stark verkürzter Ulna und Radius ist als eine nach mancher Richtung hin sekundär abgeänderte Bildung aufzufassen, welche in der Flosse der Wältiere ihre Parallele findet.

überaus starke Reduktion und leitet allmählich zum Vogeltypus hinüber.

So können bei Schildkröten (Fig. 122) und Sauriern (Fig. 123) alle Stücke der proximalen Reihe zu einer Knochenmasse zusammenfließen, welche bei Schildkröten einem Tibiale, Fibulare und einem Centrale entspricht. Bei Sauriern läßt sich ein Centrale tarsi nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisen. Die Anlage eines sechsten Strahles ist auch hier vorhanden. Über den Verbleib des Intermediums ist nichts bekannt, es hat seine Selbständigkeit eingebüßt.

In der zweiten Reihe legen sich bei Reptilien drei bis vier diskrete Tarsalia an, die aber z. T. unter sich (Schildkröten) verwachsen können, so daß sich der Fuß immer mehr im Intertarsalgelenk bewegt (vogelähnliches Verhalten). Hierher gehören auch fossile Formen, z. B. die Dinosaurier.

Bei Krokodiliern liegen in der proximalen Tarsalreihe zwei Knochen, wovon der eine einem Tibiale, Intermedium und einem Centrale, der andere einem Fibulare entspricht. Ersterer wird als Astragalus, letzterer, an welchem sich hier zum erstenmal in der Tierreihe ein Fersenhöcker entwickelt, als Calcaneus bezeichnet. In der distalen Reihe legen sich ursprünglich vier kleine Knorpel an, die aber später teilweise unter sich zusammenfließen.

Vögel.

Infolge des Umstandes, daß die Vorderextremität der Vögel aus einem Gehwerkzeug zu einem Flugapparat geworden ist, verliert sie in ihrem peripheren Abschnitt ihre ursprünglichen Charaktere und erleidet Rückbildungen. Humerus und Antibrachium (und hier vor allem die Ulna) dagegen, wie auch der ganze Schultergürtel zusamt dem Brustbein erfahren durch ihre Beziehungen zum Fluggeschäft eine außerordentliche Entwicklung und Festigung, strecken sich in die Länge und treten bei guten Fliegern der Hinterextremität gegenüber, welche zu einem Träger der gesamten Körperlast geworden ist, bedeutend in den Vordergrund (Fig. 125). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die Laufvögel, bei denen die Vorderextremität ein regressives Verhalten zeigt.

Was den Bau des Vogelcarpus betrifft, so kommen bei seiner Anlage noch wenigstens sieben Elemente in Betracht. In der proximalen Reihe liegen ein Intermedio-radiale und ein Centrolunare, welche beide in früher Embryonalzeit noch geteilt sind. Auch in der distalen Reihe figurieren zwei freie Elemente, von welchen das eine (Carpale 2 + 3) offenbar aus zwei Elementen zusammengeflossen ist. Das andere Stück entspricht einem Carpale 4. — Es kommen vier deutliche Metacarpalia zur Anlage, und zwar scheinen dieselben ihrer Reihenfolge nach viel eher dem II, III, IV und V als dem I, II, III und IV zu entsprechen. Das V. Metacarpale ist nur in frühen Stadien ein freies Element und verschmilzt schließlich mit dem Metacarpale IV (Fig. 126).

Die distalen Carpalia fließen später mit den Metacarpen und letztere selbst wieder mehr oder weniger (wie namentlich mit ihren

proximalen Enden) unter sich zusammen. Die rudimentären Finger besitzen nur eine geringe Zahl von Phalangen.

Fingerkrallen, welche bei der *Archaeopteryx* noch an allen drei Endphalangen saßen, finden sich bei recenten Vögeln nur noch ausnahmsweise, und zwar meist am Daumen, seltener am Zeigefinger oder auch noch am dritten (vierten) Finger.

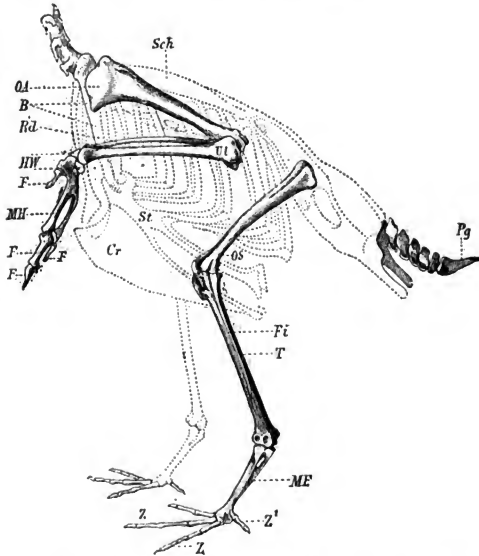


Fig. 125. Gliedmaßen und Schwanzskelett eines Vogels (Carnate). Das Rumpfskelett ist durch Punkte angedeutet. *F*, *F* Finger, *Fi* Fibula, *HW* Handwurzel, *MF* Mittelfuß, *MH* Mittelhand, *OA* Oberarmknochen, *Os* Oberschenkel, *Py* Pygostyl, *R* Rabenschnabelbein (Coracoid), *Rd* Radius, *Sch* Schulterblatt, *St* Sternum mit Crista (*Cr*), *T* Tibia, *Ul* Ulna, *Z*, *Z'* Zehen.

Die schon bei Reptilien mehr und mehr zur Geltung kommende Reduktion der Fußwurzelknochen erreicht bei den Vögeln ihr Maximum. Beim Embryo besteht der Tarsus noch aus drei Stücken, zwei kleineren, proximalen (Tibiale und Fibulare), und in der Regel noch aus einem breiten, distalen Stück, welches dem Tarsale 1—5 entspricht.

Das Tibiale und Fibulare verwachsen später mit dem distalen Ende der Tibia, das distale Stück dagegen mit den Basen der Meta-

tarsen, so daß also der Fuß des erwachsenen Vogels gar keine getrennten Tarsalia mehr besitzt. Gleichwohl aber darf man sagen, daß er sich, wie bei Cheloniern und Sauriern, im Intertarsalgelenk bewegt. Der Vogelfuß durchläuft also in der Ontogenese das oben schon angedeutete Reptilienstadium.

Der Anlage nach sind fünf wohlgesonderte Metatarsen vorhanden, später aber, nachdem sie zum größten Teil miteinander zum „Laufknochen“ verwachsen sind, weisen nur noch einige Spalten und Einsenkungen am proximalen und distalen Ende auf die frühere Trennung zurück. Besonders deutlich ist die frühere Trennung noch zu erkennen bei Pinguinen.

Die Zahl der Zehen sinkt bei Vögeln auf vier, drei oder gar, wie bei Straußen, auf zwei herab.

Die Fibula, welche stets nur einen rudimentären Knochensplitter darstellt, ist mit der starken Tibia mehr oder weniger verwachsen und erreicht bei erwachsenen Vögeln nie den Tarsus.

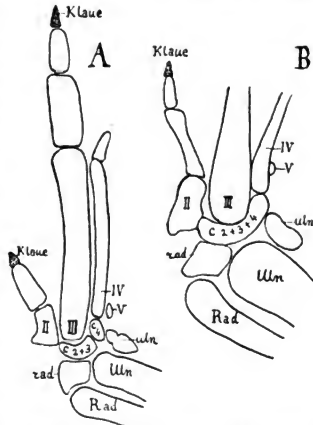


Fig. 126 A und B. Carpus des Embryo von *Sterna Wilsonii* nach V. L. Leighton. A Stadium der beginnenden Ossifikation. B Stadium gerade vor dem Ausschlüpfen. c 2+3 Carpale 2 + 3, c 4 Carpale 4, II—V zweites bis fünftes Metacarpale, von denen im Stadium B vier und fünf bereits miteinander verschmolzen sind. Rad Radius, rad Intermedio-Radiale, Uln Ulna, uln Centro-ulnare.

Säger.

Bei Säugern bleibt die vordere Extremität entweder im Zustand eines einfachen Gehwerkzeuges, oder sie wird unter viel schärferer Individualisierung der Knochen des Vorderarmes zu einem Greif-, Flug-, Grab- oder Ruderorgan, findet also eine ungleich mannigfaltigere Verwendung als bei den übrigen Wirbeltierklassen. Schon das proximale Stück, der Humerus, zeigt durch mannigfache Anpassung an den Gebrauch die allerverschiedensten Differenzierungen, und ähnliche Gesichtspunkte ergeben sich auch für den Oberschenkelknochen (Femur). Die Tibia prävaliert stets über die Fibula, welche letztere gewöhnlich vom Kniegelenk ausgeschlossen ist, nie aber einem gänzlichen Schwund unterliegt. Verwachsungen zwischen beiden Knochen kommen vor¹⁾.

¹⁾ Bei kletternden Beuteltieren können Tibia und Fibula beweglich miteinander verbunden sein.

Die Ausbildung der beiden Vorderarmknochen, des Radius und der Ulna, ist ursprünglich eine gleichmäßige, und das von ihnen und dem Humerus gebildete Ellbogengelenk erlaubt nur eine Winkelbewegung, wie dies für die Monotremen und alle anderen Säuger gilt, deren Radius in Pronationsstellung fixiert ist.

Bei der Umwandlung der vorderen Extremität in ein Greiforgan lösen sich die anfangs straff miteinander verbundenen Vorderarmknochen allmählich voneinander los und treten derart in gegenseitige Gelenkverbindung, daß der eine immer höhere Bedeutung gewinnende Radius eine ausgiebige Beweglichkeit erreicht, während die Ulna fest bleibt. Die Bewegungsachse geht in proximo-distaler Richtung durch das obere Ende des Radius, verläuft dann schräg durch das Spatium interosseum zwischen Radius und Ulna hindurch, um endlich durch das untere Ende der Ulna wieder auszutreten. Sie ist somit zwar in der Hauptsache der Längsachse des Radius selbst gleich gerichtet, dieser aber doch keineswegs parallel. Da sie am proximalen Ende durch den Radius hindurchgeht, bleibt jener bei der Bewegung in loco, während das untere Ende einen Bogen um die Ulna beschreibt, dabei die Hand mit sich nimmt und zugleich um ihre Längsachse dreht. Diese durch eine besondere Muskelgruppe vollführte Bewegung, bei der die anfangs nach oben schauende Handfläche (Palma manus) nach abwärts gewendet wird, heißt **Pronatio**, die gegenteilige **Supinatio**¹⁾.

Auf Grund der in erster Linie vom Radius geleisteten Supinationsbewegung ist dessen distales Ende verbreitert und zum wesentlichsten Träger der Hand geworden. Umgekehrt bewerkstelligt jetzt die proximal stärkere Ulna hauptsächlich die Verbindung mit dem Humerus. Sie besitzt hier einen halbkreisförmigen Ausschnitt oder eine sattelförmige Gelenkfläche zur Aufnahme der sogen. Trochlea des Humerus. Dorsalwärts verlängert sich das proximale Ulnaende in das Olecranon s. Processus anconaeus, an welchem sich die Streckmuskeln inserieren.

Hand in Hand mit der Supinatio und der Pronatio geht die von den Prosimiern an auftretende höhere Differenzierung des ersten Fingers, d. h. des eine immer selbständigere Stellung erreichenden und schließlich der übrigen Hand gegenüberstellbaren („opponierbaren“) Daumens. — Auch am Fuß kommt es schon bei Marsupialiern zu einer opponierbaren ersten Zehe, aber erst bei Prosimiern und

¹⁾ Beide Bewegungsmöglichkeiten zeigen sich schon bei Marsupialiern angebahnt, zur höchsten Ausbildung aber gelangen sie erst bei den Primaten. Bei ihrem Zustandekommen spielte die während der Phylogenese immer reicher sich differenzierende Muskulatur eine große Rolle; allein darin liegt noch keine zureichende Erklärung für die verschiedene Lagerung, wie sie die homologen Knochen am supinierten Unterarm und Unterschenkel tatsächlich besitzen. An letzterem Ort liegt die Tibia medianwärts, an dem in Supinationsstellung befindlichen Unterarm der Radius lateralwärts. Während wir im ersteren Fall primitive Verhältnisse beibehalten sehen, handelt es sich bei der Supinationsstellung um eine sekundäre Verschiebung. Der Grund hierfür kann nicht in der Drehung des distalen Humerus-Endes gesucht werden, denn jene ist bereits bei Amphibien in stärkster Weise ausgeprägt. Die Überkreuzung von Radius und Ulna beruht vielmehr darauf, daß das die Vorderextremität stützende Element, d. h. die Hand, in einem dem Extremitäten-Stamm entgegengesetzten Sinne gedreht wird. Dadurch wird die ursprünglich parallele Lagerung der beiden Knochen des Vorderarmes aufgehoben, während sie bei der hinteren (unteren) Extremität persistiert, da hier die Drehung des Fußes in einer mit dem Extremitätenstamm gleichen Richtung erfolgt.

Affen bildet sich die Opponierbarkeit derselben so stark aus, daß man sie als Quadrumanen zu bezeichnen pflegt.

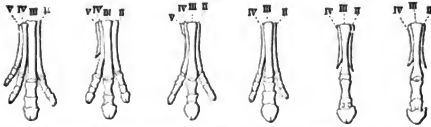


Fig. 127. Vorderfuß der Stammformen des Pferdes. 1. Orohippus (Eocän), 2. Mesohippus (oberes Pliocän), 3. Miohippus (Miocän), 4. Protohippus (oberes Pliocän), 5. Pliohippus (oberstes Pliocän), 6. Equus. II—V Finger.

Beim Menschen geht infolge der Erwerbung des aufrechten Ganges der Fuß seines Greifvermögens verlustig und wird zu einem ausschließlichen Stütz- und Gehwerkzeug.

Eine eingehende Schilderung des Säuger-Carpus und -Tarsus, welche bei den einzelnen Gruppen nicht unerheblichen Verschiedenheiten unterliegen, würde zu weit führen, ganz abgesehen davon, daß über den morphologischen Wert, bezw. die Homologisierung der einzelnen Komponenten durchaus noch keine Einigung erzielt ist. Ich werde mich daher im folgenden nur auf wenige Angaben beschränken.

Carpus und Tarsus der Mammalia stimmen im allgemeinen am meisten mit demjenigen der Urodelen und Schildkröten überein. Das Centrale ist als typisches Element seiner Anlage nach im Carpus aller fünffingerigen Mammalia nachzuweisen, häufig aber verschmilzt es schon in embryonaler Zeit mit einem, oder gleichzeitig mit zweien der benachbarten Carpalia, wie z. B. mit dem Radiale, seltener mit Carpale 2 oder 3. Zuweilen legt sich noch ein zweites Centrale an, welches in der Regel mit dem Intermedium verschmilzt (Homo).

Derartige Verschmelzungen und Verschiebungen kommen auch an anderen Carpal- und Tarsal-Elementen vor, wie z. B. zwischen Radiale und Intermedium etc.

Im allgemeinen läßt sich im Verhalten der Finger eine Volumzunahme nach der Mitte und eine Abnahme nach den beiden Rän-

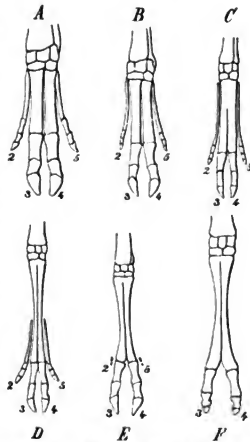


Fig. 128. A Vorderfuß vom Schwein, B von Hyomosechus, C von Tragulus, D vom Rehbock, E vom Schaf, F vom Kamel. 2—5 zweiter bis fünfter Finger. Nach Garrod (aus Bell's Grundriß der vergl. Anatomie).

dern konstatieren, eine Tatsache, aus welcher das später zu schildernde Verhalten der Einhufer erklärbar wird.

Im Tarsus zeigt das Centrale ein konservativeres Verhalten und liegt häufig nahe dem inneren (tibialen) Fußrand. Der Astragalus soll einem Tibiale plus Intermedium, der Calcaneus einem Fibulare entsprechen. Das Naviculare ist einem oder zweien Centralia, und das Kuboid einem 4—5 Tarsale (= Hamatum des Carpus) als gleichwertig zu erachten¹⁾.

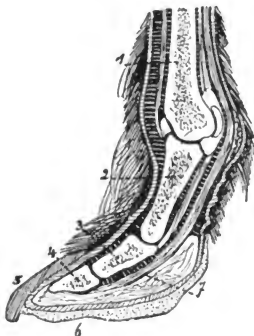


Fig. 129. Längsschnitt durch die Hand von Lama (*Auchenia*) glama. Nach M. Weber. 1 Metacarpus, 2, 3, 4 die drei Phalangen, 5 Hornwand, 6 Hornsohle, 7 elastisches bindegewebiges Kissen. Diese Abbildung könnte auch für Elephas gelten, nur daß das elastische bindegewebige Kissen entsprechend der gewaltigen Körperlast bei Elephas viel mächtiger entwickelt ist und die Zehen etwas mehr senkrecht aufgerichtet sind. Der Elefant ist also mehr digitigrad als plantigrad (M. Weber).

Von hohem Interesse ist der an den Randstrahlen einsetzende Rückbildungsprozeß, welchem das Fuß- und Handskelett der Huftiere (*Ungulata vera*) im Laufe der geologischen Epochen unterworfen war. Diese Tiergruppe zerfällt in zwei große Abteilungen, in die Artiodactyli und in die Perissodactyli. Ersteres sind die Zweihufer, bei welchen der dritte und vierte Finger prävalieren und den Boden erreichen (Fig. 128 A—F), während bei den letzteren, den Einhufern, nur einer, nämlich der dritte Finger, jene Beziehungen eingeht (Fig. 127). Rückbildungen im Carpus (Tarsus) und Metacarpus (Metatarsus) gehen damit Hand in Hand.

Zu den Perissodactyli gehören Equus, Tapir, Rhinoceros. Tapir hat vorne vier, hinten drei Finger, Rhinoceros vorn und hinten drei, Equus nur einen Finger, sowie Reste vom zweiten und dritten.

Zu den Artiodactyli rechnet man 1. die Gruppe der Ruminantia s. Pecora (Rinder,

Schafe, Antilopen, Hirsche und Giraffen) (abseits stehen die gleichfalls wiederkauenden Kamele und verwandte Tylopoda) und 2. die Gruppe der Nonruminantia (Hippopotamidae und Suidae).

Die Urhufer (*Protungulata*) müssen zuerst pentadaktyl und plantigrad (Sohlengänger), höchstens semiplantigrad, gewesen sein. Ihre Nagelphalangen waren nur erst wenig verbreitert. Später wurden zur Erzielung langer Hebelarme die Gliedmassen aufgerichtet, so daß sie digitigrad (Zehengänger) und später unguligrad

¹⁾ Über ein bei allen fünffingerigen, resp. fünfzehigen Säugetieren radial- resp. tibialwärts auftretendes Element, „Praepollex“ und „Praehallux“ ist noch kein sicheres morphologisches Urteil möglich, und dasselbe gilt für jene Carpal- und Tarsalelemente, welche man als „accessorische“ zu bezeichnen pflegt.

(Huftiere) wurden. Dies geschah unter Verlängerung der peripheren Teile der Extremitäten und unter gleichzeitiger Reduktion, bezw. ungleichartiger Entwicklung der Zehen.

Die Fig. 129 stellt das typische Verhalten der sogen. Tylopoden (Schwielenfüßer), zu welchen die Kamele, Lama etc. gehören. Sie sind digitigrad und haben keinen eigentlichen Huf. Die drei Phalangen werden zugleich aufgesetzt. Der Sohlenballen ist excessiv ausgebildet.

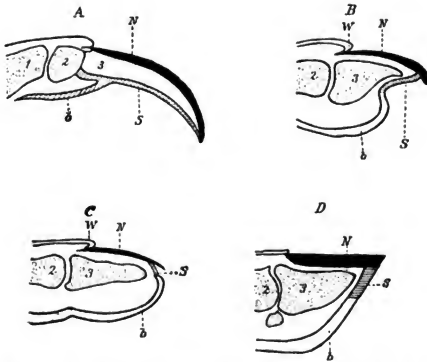


Fig. 130. Längsschnitt durch das Zehen-, bezw. Fingerende A von Echidna, B von unguiculaten Säugern, C vom Menschen, D vom Pferd. Schemat. nach Gegenbaur und Boas. 1-3 Phalangen, b Zehen- oder Sohlenballen, N Nagelplatte, S Sohlenhorn, W Krallen- bezw. Nagelwall.

Die vor dem Kniegelenk liegende **Patella** oder Kniescheibe kommt schon bei gewissen Sauriern, wie z. B. bei *Varanus*, vor. Bei Vögeln tritt sie schon in weitester Verbreitung auf. Unter den Säugern fehlt sie nur den Cetaceen, Sirenen, den Chiropteren und einigen Marsupialiern. Überall, wo sie auftritt, steht sie außer allen genetischen Zusammenhang mit den Ober- und Unterschenkelknochen, ist also nicht, wie man früher annahm, mit dem Olecranon der Ulna zu homologisieren. Sie ist vielmehr ein echter Sesamknochen, welcher durch die Reibung zwischen der Sehne des *M. quadriceps femoris* und den *Condylus femoris* in der Substanz der eben genannten Sehne entstanden zu denken ist.

Rückblick.

Wir haben die dem Rumpf angelagerten Gürtelspangen, Schulter-Beckengürtel, und die freien Extremitäten zu unterscheiden. Beide bilden sich in engen Beziehungen zueinander, allein bezüglich ihrer

phylogenetischen Entstehung begegnen wir zwei grundverschiedenen Auffassungen. Die eine erblickt in ihnen Derivate des Viszeralskeletts und betrachtet den biserialen, heute noch durch die Ceratodusflosse repräsentierten Typus als den ursprünglichen, aus dem der uniserialer erst sekundär hervorgegangen sein soll. Nach der anderen Anschauung dagegen würde es sich bei der Flossenstruktur des Ceratodus bereits um stark umgeänderte, hoch spezialisierte Verhältnisse handeln, die sich für phylogenetische Spekulationen der paarigen Lokomotionsorgane nicht verwenden lassen. Während ferner den Anhängern der ersteren Auffassung die einheitliche Anlage des Flossenskeletts, beziehungsweise des dem Schulter- und Beckengürtel angegliederten Stammstrahles (Metapterygium) als Dogma gilt, wollen die Anhänger der zweiten Auffassung die paarigen Gliedmaßen in der Phylogenese auf ursprünglich metamerisch angeordnete Körperanhänge, d. h. auf eine polymere Anlage, zurückführen, deren einzelne Skelett-Elemente mit dem Rumpfskelett ab origine nichts zu schaffen haben, wohl aber sekundäre Beziehungen zu demselben gewinnen können.

Die Brust- und Bauchflosse der Knorpelfische besteht aus zahlreichen, mosaikartig angeordneten Einzelstückchen, die straff, d. h. ohne Gelenkbildung, untereinander verbunden sind, so daß die ganze Flosse nur einen einarmigen Hebel, eine Art von Ruder, vorstellt. Letzteres gilt auch für die paarigen Flossen der übrigen Fische, wie man überhaupt die paarigen Flossen sämtlicher Fische in morphologischer Beziehung von einem einheitlichen, bei Selachiern gewonnenen Gesichtspunkt aus zu beurteilen hat. Die bei Ganoiden und Knochenfischen sich ergebenden Unterschiede sind den Elasmobranchiern gegenüber in gewissen Punkten als Rückbildungen, in manchen aber auch, durch das Hinzukommen dermalen Verknöcherungen, als Fortschritte zu betrachten.

Wie sich nun einerseits von den Selachiern an durch die Ganoiden- und Teleostier-Reihe hindurch ein einheitlicher, den paarigen Flossen zugrunde liegender Bauplan nicht verkennen läßt, so gilt dasselbe andererseits auch für die Gliedmaßen aller übrigen Vertebraten, von den Amphibien angefangen bis zum Menschen. Wo liegen aber die verbindenden Formen zwischen den beiden Grundtypen, wo also zeigt sich die erste Spur der Extremität eines terrestrischen Tieres, oder auch eines Fischmolches in einer Zwischenstufe angedeutet? — Darauf fehlt uns, trotzdem die Dipnoer wenigstens nach der physiologischen Seite Übergänge zu zeigen scheinen, vorderhand jegliche sichere Auskunft, und wir werden uns auch trotz aller Anstrengungen, solche Zwischenformen zu rekonstruieren, so lange nicht vom Boden der Hypothese erheben können, bis durch paläontologische Forschungen jene große Lücke ausgefüllt, und das erste Uramphibium zutage gefördert sein wird.

Was man allein mit Sicherheit behaupten kann, ist das, daß mit dem ältesten, bis jetzt bekannten Molch aus den paläozoischen Schichten der Übergang zu dem heutigen Gliedmaßentypus der terrestrischen Wirbeltiere schon vollzogen erscheint. Hier wie dort begegnet uns im Oberarm und Oberschenkel je ein Skelettstück, im Unterarm und Unterschenkel dagegen finden sich je zwei Skelettstücke, und daran schließt sich der Komplex der Carpal- und Tarsalelemente mit den Fingern und Zehen. Hier wie dort ist das einarmige mit dem mehr-

armigen Hebelsystem dadurch vertauscht, daß die einzelnen Skelettstücke der Flosse sich voneinander gelöst und miteinander eine Gelenkverbindung eingegangen haben.

C. Muskelsystem.

Die **Muskeln** (vulgär als „Fleisch“ bezeichnet) zerfallen auf Grund ihrer histologischen Beschaffenheit in zwei Gruppen, nämlich in solche mit glatten, und in solche mit quergestreiften Zellen, beziehungsweise Fasern. Erstere sind phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten, beide aber stehen unter dem Einfluß des Nervensystems.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbeltieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut, den Urogenitalapparat und die Gefäße gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos¹⁾ vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Muskulatur ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der Körperwände, des Vorderdarms, des Beckenbodens, der äußeren Geschlechtsorgane und des Bewegungsapparates.

Im vorliegenden Kapitel haben wir es ausschließlich mit quergestreifter Muskulatur zu tun, und auf Grund der Entwicklungsgeschichte kann man die betreffenden Muskeln folgendermaßen einteilen:

- | | | |
|---|---|---|
| I. Parietale, aus Somiten stammende Muskeln. | { | <ul style="list-style-type: none"> a) Rumpfmuskeln nebst dem M. coraco-hyoideus (sterno-hyoideus) der Fische und seinen Derivaten bei den höheren Vertebraten. Sie stellen als ältester Teil der gesamten Muskulatur ihrer ganzen Anlage nach die primitivsten Verhältnisse dar. b) Zwerchfell. c) Gliedmaßenmuskeln. d) Muskeln des Augapfels. |
| II. Viszerale, aus den Seitenplatten stammende Muskeln. | { | <ul style="list-style-type: none"> Kopfmuskeln mit Ausnahme der oben unter a) und d) erwähnten. |

Während die Muskeln des Stammes in der Regel platt sind, besitzen diejenigen der Extremitäten meistens eine langgestreckte, zylindrische oder prismatische Form. Daneben existieren aber noch Muskeln von den mannigfaltigsten Gestaltungen, wie z. B. mehrköpfige, zweibäuchige, einfach- oder doppeltgefiederte, säge- oder terrassenförmige Muskeln.

¹⁾ Eine Ausnahme machen die Herzmuskulatur und diejenige des Darmkanales der Schleie. Auch bei anderen Wirbeltieren pflegt ein mehr oder weniger grosser Teil des Vorderdarmes quergestreifte Muskeln zu besitzen.

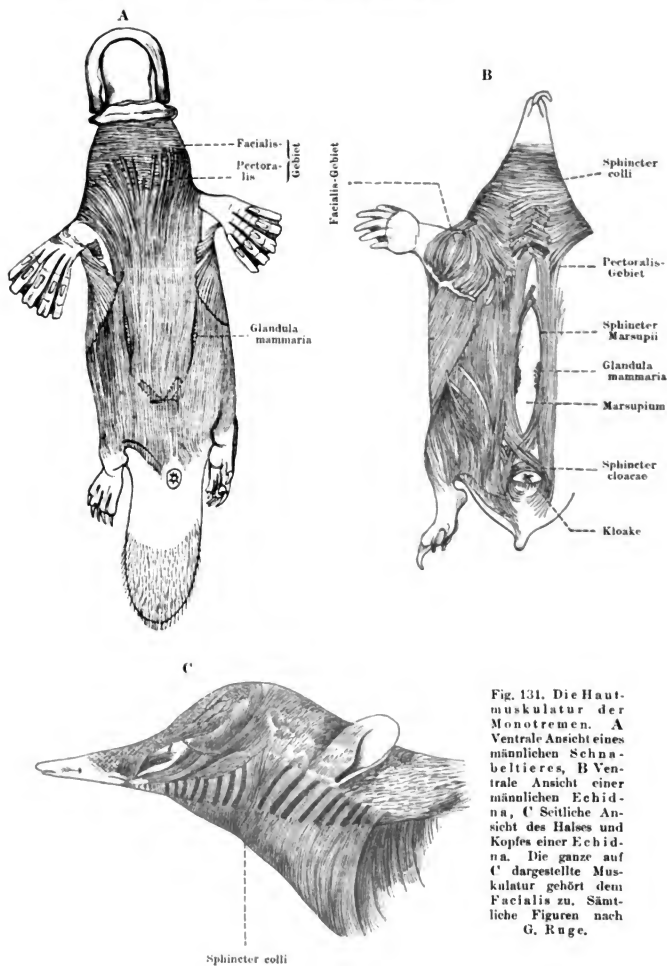


Fig. 131. Die Haut-muskulatur der Monotremen. A Ventrale Ansicht eines männlichen Schnabeltieres, B Ventrale Ansicht eines männlichen Echidna, C Seitliche Ansicht des Halses und Kopfes einer Echidna. Die ganze auf C dargestellte Muskulatur gehört dem Facialis zu. Sämtliche Figuren nach G. Ruge.

Die meisten Muskeln werden durch fibröse Scheiden (Fascien) getrennt. Jene Fascien sind mehr oder weniger Produkte der Muskeln selbst und vermögen als sogenannte Aponeurosen Teile des Skelettes zu vertreten.

An den Stellen, wo es sich um eine bedeutende Reibung handelt, kann in den Sehnen eine Verknöcherung (Sesambein) auftreten.

Die Neubildung, d. h. die Entstehung mehrerer als selbständig zu bezeichnender Muskeln aus einem gegebenen Substrat, kann auf folgende verschiedene Weise vor sich gehen: erstens durch Teilung des ursprünglichen Muskels in einen proximalen und distalen Abschnitt (Auftreten einer Zwischensehne), zweitens durch Spaltung einer Muskelmasse in Schichten, drittens durch Spaltung der Muskeln der Länge nach, viertens durch Verwachsung zweier früher einmal getrennter und gemäß der Innervation nicht zusammengehöriger Muskeln. Durch letzteren Vorgang wird die Gesamtzahl der Muskeln natürlich vermindert.

Durch Änderung seines Ursprunges und seiner Insertion kann ein Muskel mit seinem zugehörigen Nerven nach Gestalt und Lage („Wanderung“) sehr bedeutende Veränderungen und Umwandlungen erfahren. Ist die Wirkung eines Muskels unnötig geworden, so trägt er entweder mit seinem Rest zur Verstärkung eines benachbarten Muskels bei oder verschwindet spurlos.

Für die Beurteilung des morphologischen Wertes eines Muskels ist in erster Linie der ihn versorgende Nerv maßgebend, doch spielen dabei auch andere Momente, wie z. B. die Lagebeziehung des Muskels zur Nachbarschaft, sowie die Homologie der betreffenden Skeletteile eine große Rolle.

Hautmuskeln.

Während die meisten Muskeln in engen Beziehungen zum Skelette stehen, welches sie teils als Ursprungs-, teils als Ansatzpunkt benutzen und so ummodellnd auf dasselbe wirken, gibt es auch Muskeln, welche im Integument (Corium), bzw. im Unterhautbindegewebe, endigen und häufig auch daselbst entspringen. Solche Muskeln nennt man **Hautmuskeln**. Ihre Lagebeziehungen zum Integument sollen erst sekundär, d. h. durch Abspaltung von Skelettmuskeln, erworben sein. Nach anderer Auffassung wären die Hautmuskeln der Reptilien und Säuger von einem oberflächlich liegenden lateralen Muskel der Fische und Amphibien abzuleiten. Sicher ist, daß bei gewissen Anuren, Lacertiliern und Ophiidiern Beziehungen zwischen dem Rectus und Obliquus externus superficialis und dem Integument bestehen.

Während bei Amphibien (höhere Anuren) die Hautmuskeln nur eine untergeordnete Rolle spielen, gewinnen sie bei den Reptilien und Vögeln durch ihre Beziehungen zu den Schienen, Schuppen und Federn eine größere Bedeutung, am kräftigsten aber sind sie bei Säugetieren entwickelt, und sie lassen sich hier von den Monotremen aufwärts bis zum Menschen in den mannigfachsten Modifikationen nachweisen. Bei niederen Formen, wie z. B.

bei Monotremen, ferner bei *Dasypus*, *Centetes*, *Pinnipediern*, *Erinaceus* etc. noch über den Rumpf und die Gliedmaßen sich erstreckend, fällt die Hautmuskulatur bei Primaten einem jähen Untergang anheim und beschränkt sich im wesentlichen auf den Hals (*Platysma myoides*) und auf den Kopf (**Mimische Muskeln**). *Platysma* und mimische Muskeln stehen in enger genetischer Verbindung und besitzen einen und denselben Nerven

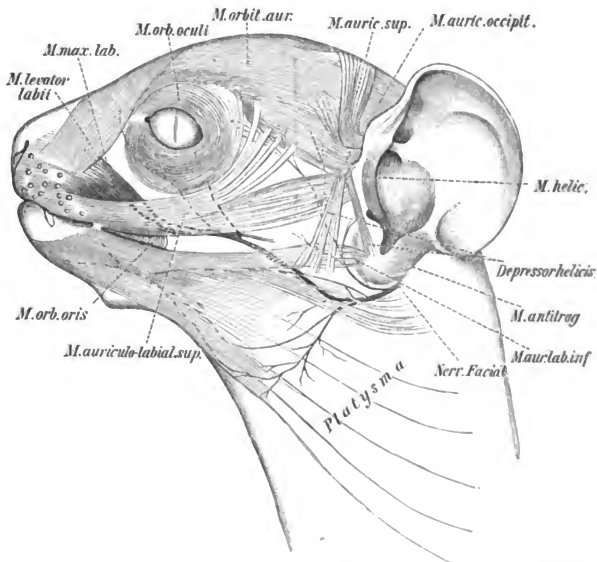


Fig. 132. Gesichtsmuskeln und -Nerven von *Propithecus*. Oberflächliche Muskellage mit den Verzweigungen der Facialis. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind aus der Figur ohne weiteres ersichtlich.

(N. facialis). Wie die Fig. 131 C und 133 zeigen, hat man am *Platysma* zwei Schichten zu unterscheiden, von welchen die oberflächliche schräg, bzw. longitudinal, die tiefere ringförmig angeordnet ist (*Sphincter colli*). Beide Schichten zusammen entsprechen dem *Sphincter colli* der Sauropsiden. Sie setzen sich auf dem Kopf fort und lassen dort eine größere Zahl von neuen Muskeln aus sich hervorgehen, welche sich zum großen Teil um das Auge, den Mund, die Nase und das Ohr gruppieren. Diese Differenzierung der mimischen Muskeln erreicht ihre feinste Ausbildung beim

Menschen, allein neben diesem progressiven Verhalten kommt es hier auch schon wieder zu Rückbildungen, bezw. zu sehnigen Umbildungen und so zu einem völligen Schwund gewisser Muskeln und Muskelgruppen.

Bei den verschiedenen Säugetieren sind die Hautmuskeln mit sehr verschiedenen Aufgaben betraut; so vermögen sie z. B. den ganzen Körper zusammenzurollen (Echidna, Dasypus, Erinaceus u. a.), oder sie bestimmen, am Ruderschwanz und an den Gliedmaßen sich ansetzend, z. T. die Bewegungsart im Wasser (Ornithorhynchus), richten das Stachelkleid auf (Echidna), oder endlich sie bewegen einzelne Hautstellen im Interesse der Abwehr von Insekten etc. (viele Säuger).

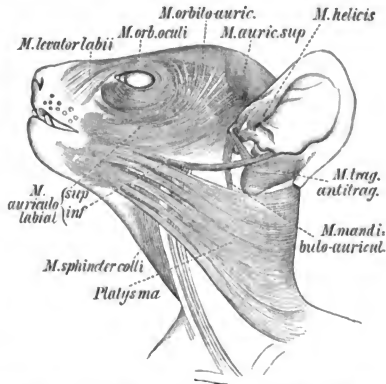


Fig. 133. Oberflächliche Gesichtsmuskulatur von *Lepilemur mustelinus*; die tiefe Schicht ist am Halse erkennbar. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind ohne weiteres aus der Figur ersichtlich.

Parietale Muskeln.

a) Rumpfmuskeln.

Fische und Dipnoër.

Die ausschließlich aus den Urwirbeln sich entwickelnden Rumpfmuskeln bestehen in ihrer einfachsten Form auf jeder Seite des Körpers aus je zwei Hälften, einer dorsalen und einer, aus letzterer während der Entwicklung herabrückenden, ventralen. Beide werden ursprünglich durch eine bindegewebige, vom Achsenskelett bis zur Haut sich erstreckende, frontal gestellte Scheidewand voneinander geschieden¹⁾. Ihre Gesamtmasse bezeichnet man als „Seitenrumpfmuskel“. Die dorsale Hälfte reicht nach vorne bis zum Hinterhaupt, die ventrale bis zum Schultergürtel, beziehungsweise bis zum Unterkiefer. Beide stoßen in der Seitenlinie, sowie in der ventralen und dorsalen Mittellinie zusammen, und jede besteht aus vielen, von Bindegewebe (*Myocommata*) umrahmten Muskelportionen (*Myomeren*), welche eine segmentale Anordnung zeigen und sich

¹⁾ *Amphioxus* und die *Cyklostomen*, wie namentlich die *Myxinoiden*, nehmen in myologischer Hinsicht eine Sonderstellung ein.

unter allmählicher Verschmälerung bis zum Schwanzende erstrecken (Fig. 134, 135). Dieser ursprünglich metamere Charakter der Parietalmuskeln bildet ein charakteristisches Merkmal aller Wirbeltiere und steht mit der Segmentierung des Achsenskelettes und der Spinalnerven in korrespondierendem Verhältnis.

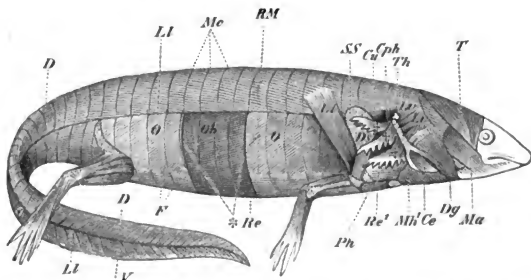


Fig. 134. Die gesamte Muskulatur von *Siredon pisciformis*. *Cc* Keratohyoideus externus, *Cph* Halsursprung des Constrictor pharyngis, *Cu* Cucullaris, *D* dorsale und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *Dg* Digastricus mandibulae, *Da* Dorsalis scapulae, *Ll* Linea lateralis, *Lt* Latissimus dorsi, *Le* Levator arcuum branchialium, *Ma* Masseter, *Mc* Myocommata des Rückenteils der Seitenrumpfmuskulatur, *Mh* Mylohyoideus, (hintere Portion), *O*, *O* oberflächliches, von der Linea lateralis entspringendes und in die Fascie *F* ausstrahlendes Stratum des *M. obliquus abdominis externus*. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, so daß das zweite tiefe Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zutage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzierung des Rectus abdom.). Bei *Re'* sieht man das Rektussystem zum Viszeralskelett verlaufen. *Ph* Procoraco-humeralis, *RM* dorsale Hälfte der Seitenrumpfmuskulatur (Rückenmuskeln), *SS* Suprascapula, *T* Temporalis, *Th* Gl. thymus, ††† Levator branchiarum.

Schon bei Fischen und Dipnoërn kommt es an der ventralen Körperseite zu Differenzierungen gewisser Muskelkomplexe, die man als Vorläufer von geraden und schiefen Bauchmuskeln (*Mm. rectus et obliqui abdominis*) bezeichnen kann. Im Gegensatz dazu besitzt die dorsale Hälfte der Parietalmuskeln durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch ein konservativeres, d. h. ein ursprünglicheres Verhalten, als die ventrale, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß letztere die in ihrem Volumen starken Schwankungen unterliegende Leibeshöhle zu umschließen hat.

Amphibien.

Bei Urodelen kann man in der ventralen Rumpfregeion primäre und sekundäre Muskeln unterscheiden. Beide Gruppen sind, wie die dorsalen Rumpfmuskeln, segmentiert. Die primären bestehen aus den durch direktes Auswachsen des Muskelblattes vom Urwirbel her sich bildenden *Mm. obliqui interni*, sowie aus den gleich

darauf von der ventralen Kante des Myomers aufwärts wachsenden Mm. obliqui externi¹⁾).

Beide Obliqui stehen gegen die ventrale Mittellinie hin in primitivem Zusammenhang mit der Faser-masse des M. rectus.

Die sekundären Muskeln dagegen sind aus einer Abspaltung jener primären, mit der Muskulatur der Fische vergleichbaren Muskeln hervorgegangen und bestehen aus einem M. obliquus externus superficialis, einem M. rectus superficialis, transversus und einem von Wirbelkörper zu Wirbelkörper verlaufenden M. subvertebralis. Diese Muskeln, welche offenbar in Anpassung an das terrestrische Leben entstanden sind, spielen nur bei caducibranchiaten Urodelen eine Rolle und treten hier erst zur Zeit der Larvenmetamorphose in die Erscheinung, während die primäre Muskulatur eine größere oder geringere Rückbildung eingeht. Infolgedessen trifft man bei den verschiedenen Urodelen die allergrößten Verschiedenheiten. Im Gegensatz dazu zeigen bei Anuren primäre und sekundäre Muskeln ein einheitliches und relativ einfaches Verhalten. Bei erwachsenen Tieren unterscheidet man einen segmentierten und zum Teil in den M. sterno-hyoideus übergehenden M. rectus, sowie einen nicht seg-

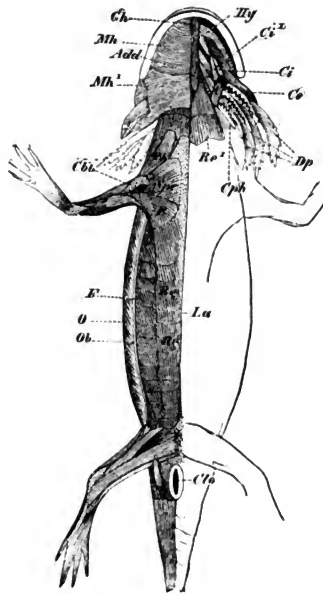


Fig. 135. Die gesamte Muskulatur von *Sireon pisciformis* von der Ventralseite. Add Adductor arcuum branchialis, C Constrictor arcuum branchialis, Cbb Coraco-brachialis brevis, Cc, C' Ceratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Ilyoid (Hy), C' Clo Kloake, Cph vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis, Dp Depressores branchiarum, Gh Geniohyoideus, La Linea alba abdominis, Mh, Mh' vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, so dass hier die eigentliche Visceralmuskulatur frei zutage liegt. O Oberflächliches Stratum des Obliquus externus, bei F in die Fascie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, Ob zweites (tiefes) Stratum desselben Muskels, Re Rectus abdominis, bei Re' in die Visceralmuskulatur (Sterno-hyoideus) und bei P in den Pectoralis major ausstrahlend, Ph Claviculohumeralis, Spe Supracoracoideus.

¹⁾ So tritt also auch hier der phylogenetisch älteste, ventrale Muskel, der Obliquus internus, zuerst in die Erscheinung.

mentierten und zum Teil in den *M. sterno-hyoideus* übergehenden *M. rectus*, sowie einen nicht segmentierten *M. obliquus externus* und *transversus abdominis*. Dazu kommt ein vom *M. obliquus externus* sich absplittender *M. cutaneus abdominis*. Von einem *M. obliquus internus* ist bei erwachsenen Tieren nichts mehr nachzuweisen; er ist bei Anuren ganz auf das Larvenleben beschränkt. Jene Verschiedenheit im Verhalten der Bauchmuskulatur der Anuren gegenüber derjenigen der Urodelen und Amnioten ist auf die gewaltige Ausdehnung des Darmrohres, bzw. auf die Auftreibung der Bauchwand zurückzuführen.

Reptilien.

Bei Reptilien erleben sich die Parietalmuskeln auf eine wesentlich höhere Entwicklungsstufe. Es kommt dies zum Ausdruck in der bedeutenderen Beweglichkeit des Rumpfes und der feineren Ausgestaltung des Skelettes, die sich namentlich in den Rippen und dem Schultergürtel ausspricht. Auch die veränderte, rhythmisch werdende Respiationsweise, bzw. die mehr und mehr sich entfaltende Lunge spielen dabei eine große Rolle.

In den ventralen Rumpfmuskeln der Reptilien sind nun aber nicht etwa nur die sekundären, sondern auch die primären Amphibienmuskeln mit enthalten, und sie haben bei den ersten nur eine verschiedene Ausbildung und weitere Wachstumsrichtung erfahren. Dadurch, sowie auch durch den verschiedenen Nervenverlauf am Rumpfe erscheinen Verhältnisse angebahnt, die zu den Säugetieren überleiten. Die primitive Segmentierung kann erhalten, oder mehr oder weniger verwischt sein, in welchen Falle dann die betreffenden Muskeln zu breiten Platten konfluieren.

Immer deutlicher bereitet sich eine Scheidung vor in Brust und Bauch, und es kommen zu den bei Amphibien bestehenden vier Muskelschichten noch gut ausgeprägte, die Homologa der primären Bauchmuskeln der Amphibien darstellende *Mm. intercostales interni* und *externi* hinzu. Auch der zum System der *Mm. intercostales interni* gehörige *M. obliquus profundus* und der mediale, tiefe *M. rectus abdominis* entsprechen den primären Muskeln. Höchst wahrscheinlich stellen auch der *M. obliquus internus* und die *Mm. intercostales interni* der Reptilien die direkten Homologa des *M. obliquus internus* der Amphibien dar, und daß der *Transversus* (er fehlt den Schlangen) von den Urodelen ebenfalls direkt übernommen wurde, kann keinem Zweifel unterliegen. Ein *M. subvertebralis*, von Rippe zu Rippe verlaufend, ist auch bei Reptilien vorhanden, fehlt aber in der Lenden-gegend. Ein *M. quadratus lumborum* (= Lumbalteil des *Intercostalis*) tritt zum erstenmal bei Reptilien auf, und aus einer Differenzierung dieses Muskels gehen dann weiterhin der *M. psoas major* und *minor* hervor. Auch diese beiden Muskeln entstammen also der lateralen Rumpfmuskulatur („*Mm. lumbales praevertebrales*“).

Während das Rectussystem bei Amphibien noch jenseits des Schultergürtels zum Teil direkt auf die Halsmuskulatur fortgesetzt erscheint, erfährt dasselbe bei Reptilien durch das Sternum nach

vorne zu eine Abgrenzung, so daß man eine prä- und poststernale Partie zu unterscheiden hat. Der stets stark entwickelte Rectus abdominis kann in verschiedene Portionen, d. h. in eine segmentierte mediale und in eine unsegmentierte laterale Portion, zerfallen, jedoch erscheint ein direkter Vergleich mit den Verhältnissen bei Urodelen nicht überall und ohne weiteres zulässig. In mancher Hinsicht handelt es sich dabei um neue, selbständige Erwerbungen. Der M. pyramidalis ist mit dem gleichnamigen Muskel der Säuger nicht vergleichbar.

Während sich in der dorsalen Hälfte des Seitenrumpfmuskels der Urodelen noch kein besonderer Differenzierungsprozeß bemerklich macht, ist dies in der Reihe der Reptilien in hohem Grade der Fall. Man unterscheidet hier einen M. longissimus, ileocostalis, Mm. interspinales, semispinales, multifidi, splenii, levatores costarum samt den zu den letzteren gehörigen Scaleni.

Abgesehen von der Region der Kloakengegend und der Schwanzwurzel, wo es ebenfalls zur Herausbildung neuer Muskeln (Ileo-, Ischio-, Pubo- und Lumbocaudalis, d. h. zu Hebern, Beugern, Vorwärtsziehern des Schwanzes, zu Muskeln des Afters [diese beginnen übrigens schon bei Anuren aufzutreten] und der Geschlechtsorgane) kommt, bewahrt die übrige Kaudalmuskulatur ihr primitives, von den Ahnen her vererbtes Verhalten. Erst bei den Vögeln emanzipiert sich der Sphincter cloacae von der Wirbelsäule, während bei den Krokodilen z. B. noch der M. ischio-caudalis als Sphincter cloacae fungiert.

Vögel.

Bei den Vögeln ist der ursprüngliche Charakter der Stammmuskulatur noch ungleich verwischter als bei Reptilien.

Dies beruht in erster Linie auf der exzessiven Entwicklung der Vorderextremitätenmuskeln, wie vor allem des Pectoralis major und der damit Hand in Hand gehenden Verlängerung des Brustbeines nach rückwärts¹⁾.

Der M. obliquus abdominis externus und internus²⁾ sind vorhanden, allein nur spärlich entwickelt, was namentlich für den letzteren gilt, der geradezu in Rückbildung begriffen scheint. Ein Transversus ist in der Bauchregion nicht einmal mehr in

1) Dazu ist zu bemerken, daß die Größe des in seiner Ausbildung sehr variierenden Pectoralis major nicht vollkommen mit der Flugfähigkeit koinzidiert: kleinere, schnell fliegende Vögel besitzen einen relativ viel mächtigeren Muskel, als die größeren, ruhig schwebenden Gattungen, bei denen andere Vorrichtungen eine Ersparnis an Muskelmaterial gestatten. Bei den Ratiten ist der Muskel immer klein und dünn. Im allgemeinen schon bei Reptilien vorgebildet, erreicht er bei Karinaten eine größere Kompaktheit und Selbständigkeit; überdies enthält er Elemente, welche dem Pectoralis major und minor des Menschen entsprechen.

2) Während der Obliquus internus bei Amphibien und Reptilien noch einen thoraco-abdominalen Muskel darstellt, wird er bei Vögeln und Säugern zu einem rein abdominalen. Im Thorakalabschnitt sind dann hier nur die Interkostalmuskeln erhalten. Der M. obliquus externus behält länger eine thorakal-abdominale Ausbildung, aber auch bei ihm erfolgt von vorne her eine allmähliche Reduktion des thorakalen Abschnittes.

Spuren nachweisbar, dagegen tritt jederseits ein von jetzt an frei werdender, unsegmentierter, oral- und kaudalwärts reduzierter Rectus auf. Er sowohl, wie die schiefen Bauchmuskeln wirken durch Herabziehung der Rippen als kräftige Inspiratoren und zugleich als Kompressoren der Bauchhöhle.

Die Intercostales externi und interni sind kräftig angelegt, und zum erstenmal tritt an der Innenfläche der Sternalenden der Rippen ein *Triangularis sterni* auf (letzter Rest des *Transversus*).

Die dorsale Partie der Stammmuskulatur zeigt sich im Bereich des Rumpfes nur sehr spärlich, am Halse dagegen außerordentlich reich entwickelt.

Beim Vogel erscheint alles darauf berechnet, dem hoch entwickelten, den ganzen Organismus tief beeinflussenden Respirationssystem, bezw. dem Flugapparat, eine möglichst große Zahl von Muskeln dienstbar zu machen, und darin liegt eine wesentliche Differenz gegenüber den Reptilien (vergl. den Respirationsapparat der Vögel).

Säuger.

Bei Säugetieren lässt sich im allgemeinen eine Verkümmern der ventralen Rumpfmuskulatur konstatieren. Stets sind übrigens noch drei Seitenbauchmuskeln, nämlich ein einfacher *M. obliquus externus*, *internus* und *transversus*, vorhanden. Der *M. obliquus externus*, welcher zweifellos dem oberflächlichen schiefen Bauchmuskel der niederen Formen entspricht, besitzt bei zahlreichen Säugetieren, vor allem bei *Tupaia* und *Prosimiern*, Zwischen-sehen, welche auf den ursprünglich segmentalen Charakter zurückweisen. Im allgemeinen aber stellen sie einheitliche breite Muskelplatten dar. Gegen die ventrale Mittellinie zu strahlen sie in starke Aponeurosen aus, welche den *Rectus abdominis* einschneiden. Letzterer ist auch hier, wie bei Vögeln, jederseits nur einfach und besitzt eine wechselnde Zahl von *Myocommata*; nie hängt er mehr, was z. B. noch bei Urodelen der Fall ist, mit dem *Sternohyoideus* und *Sternothyreoideus* etc. zusammen, sondern stets schiebt sich, wie dies bei den Sauropsiden schon erwähnt wurde, zwischen beide das Sternum ein. Immerhin reicht er da und dort, wie z. B. bei niederen Primaten, weit nach vorne bis in das Gebiet der ersten Rippe. Bei höheren Formen zeigt er eine mehr oder wenig starke Verkürzung, und den höchsten Grad eines Verlustes von *Myomeren* erreicht er bei den Anthropoiden und dem Menschen. Den Übergang vermitteln die *Hylobates*-Arten.

An der Ventralseite des *Rectus abdominis* liegt bei Schnabel- und Beuteltieren der kräftige *M. pyramidalis*. Er nimmt seinen Ursprung breit von dem inneren Rand der Beutelknochen und kann bis zum Sternum emporreichen. Er ist der eigentliche Muskel der Beutelknochen, obgleich unmittelbare Beziehungen der letzteren zu ihm nicht existieren, denn mit dem Verlust der Beutelknochen unterliegt bei den höheren Säugern in der Regel, aber durchaus nicht immer (Ausnahmen bei Insektivoren), auch der *M. pyramidalis* einer Reduktion, resp. einem gänzlichen Schwund.

Er ist übrigens häufig bis zu den Primaten hinauf noch in Spuren nachweisbar und entspringt dann stets in paariger Anordnung vom horizontalen Schambeinast, rechts und links von der Mittellinie.

Wie bei den Sauropsiden, so begegnen wir auch bei den Säugern dem *M. obliquus abdominis externus* und *internus* in der Brustgegend wieder unter der Form der *Mm. intercostales externi* und *interni*. Ein *M. subvertebralis* ist als ein *M. longus colli et capitis* vorhanden.

Für den *M. quadratus lumborum* gilt das bereits bei den Reptilien geschilderte Verhalten.

Was ich oben von der Differenzierung der dorsalen Partie der Rumpfmuskulatur der Reptilien gesagt habe, findet in wesentlichen auch für die Säuger seine Anwendung. Hier wie dort erhält sich die Metamerie auf der dorsalen Rumpfwand länger, als auf der ventralen.

Als erst in der Reihe der Säugetiere erworben sind die *Mm. serratus posticus superior* und *inferior* zu betrachten. Sie fehlen übrigens noch den Monotremen und repräsentieren zusammen keinen einheitlichen Muskel, sondern jeder von ihnen ist selbständig. Der *M. s. p. superior* hat sich aus dem System der äußeren, der *M. s. p. inferior* aus dem der inneren Intercostalmuskeln differenziert. Beide Serrati zeigen bei verschiedenen Säugetiergruppen ein sehr verschiedenes Verhalten.

Bei der Schwanzmuskulatur hat man Flexoren, Extensoren und Abduktoren zu unterscheiden. Dieselben stehen bezüglich ihrer Ausbildung in gerader Proportion zu der Mächtigkeit des Schwanzes und werden dem entsprechend mit der Reduktion des letzteren ebenfalls eine Rückbildung erfahren. Der Mensch mit seiner rudimentären Schwanzwirbelsäule und seinem „aufgerichteten Becken“ bietet hierfür ein typisches Beispiel. Man erkennt hier, daß ein Teil der betreffenden Muskeln (*M. pubo- und ileo-coccygeus*) ihrer ursprünglichen Funktion verlustig gehen, aus ihrer Stellung als ursprüngliche Haut- (*M. pubo-coccygeus*), bzw. als reine Skelettmuskeln (*M. ileo-coccygeus*)¹⁾ ausscheiden und ein einheitliches Gebilde formieren, welches durch seinen engen Anschluß an den Mastdarm und durch seine Eigenschaft als abschließender Bestandteil der Beckenhöhle eine andere Funktion gewinnt. Dies ist der *Levator ani* oder besser: das *Diaphragma pelvis*, an dem man drei morphologisch und phylogenetisch verschiedene Portionen, nämlich eine *Pars pubica*, eine *Pars ischiadica* und eine *Pars iliaca* unterscheiden kann.

Inwieweit der *Sphincter ani externus*, die äußeren Geschlechtsmuskeln und der *M. transversus perinei profundus* auf den ursprünglichen *Sphincter cloacae* der Amphibien und Sauropsiden zurückgeführt werden können, müssen genauere Untersuchungen zeigen.

In der Reihe der Säugetiere sollen der *M. pubo-coccygeus*, resp. die *Pars pubica* des *Diaphragma pelvis*, sowie die *Mm. sphincter ani externus*, *bulbo-* und *ischio-cavernosi* als abgespaltene Portionen eines früheren, ursprünglich den ganzen Rumpf überziehenden Hautmuskels („*M. cutaneus maximus*“) zu betrachten sein.

¹⁾ Der *Ileo-coccygeus* war ursprünglich einer der medialen und lateralen *Flexores caudae* (*Mm. sacro-coccygei anteriores*).

b) Diaphragma.

Bei der Bildung des Zwerchfells oder Diaphragma handelt es sich um eine in der Vertebratenreihe ganz allmählich sich abbahnende, in ihren letzten Ursachen noch keineswegs ganz verständliche Abkammerung des Cöloms (Pleuroperitonealhöhle in zwei Abteilungen: in eine Herzbeutelbrusthöhle und in eine Abdominalhöhle. Diese zwei, bzw. drei serösen Höhlen des Körpers lassen sich in ihrem Zustandekommen nur verstehen, wenn man zugleich auch die Entwicklung der primitiven Nieren- resp. Urogenitalfalten des Peritoneums, der Leber, der Lungen, sowie sämtlicher in den rechten Vorhof des Herzens sich ergießender großer Venen in den Kreis der Betrachtung zieht (Ligamentum hepato-cavo-pulmonale und Lig. hepato-pulmonale).

Bezüglich der dabei sich abspielenden, außerordentlich komplizierten Vorgänge muß ich auf Spezialarbeiten verweisen.

Erst von den Sauropsiden an bahnt sich jene oben erwähnte Scheidung der Pleuroperitonealhöhle deutlicher an, und dies gilt für Chelonier, Echsen, Krokodile¹⁾ und Vögel. Hier begegnet man schon fleischigen Elementen „M. subperitonealis“, welche von der Wirbelsäule und von den Rippen entspringen²⁾, deren Innervation aber eine Homologisierung mit dem Diaphragma der Säuger nicht gestattet. Es handelt sich also nur um einen Fall von Analogie. Dazu kommt noch, daß das Pericardium bei Sauropsiden noch in der allgemeinen Körperhöhle liegen bleibt, also vom Cavum abdominale noch nicht abgekammert wird. Dies wird erst durchgeführt bei den Säugetieren, wo ein kuppelartiges, von der Wirbelsäule, den Rippen und dem Sternum entspringendes Zwerchfell in die Erscheinung tritt. Es wird vom Oesophagus, der Aorta, der unteren Hohlvene, der V. azygos und hemiazygos, dem Ductus thoracicus und wichtigen Nervenstämmen durchbohrt und kann ganz aus Muskulatur bestehen (z. B. bei Echidna, Delphinus und Phocaena) oder es besitzt auch noch eine Sehnenplatte, das sog. Centrum tendineum, mit welchem der Herzbeutel bei den höchsten Primatenformen, inkl. Homo, sekundär verwächst. Die Nerven stammen aus dem Plexus cervicalis (N. phrenicus), doch schwankt der Ursprung in weiten Grenzen. In erster Linie kommen der 4. und 5. Zervikalnerv in Betracht. Mit dem 3. und dem 8. Zervikalnerven sind wohl die äußersten Grenzen nach oben und unten gegeben. Jedenfalls handelt es sich also beim Aufbau des Zwerchfells um eine polymere, auf den ventralen Teil mehrerer Myotome zurückführbare Anlage, welche aufs engste mit einem Descensus verbunden ist, in den auch das Herz und der Herzbeutel miteinbezogen werden,

¹⁾ Nur bei Krokodilen unter allen Reptilien kommt es zu einer vollkommenen Scheidung der Pleurahöhlen von der Peritonealhöhle. Bei manchen Sauriern bildet sich nur eine Abkammerung des rechten Pleuraraumes vom Cavum peritonei; linkerseits dagegen bleiben beide in Kommunikation.

²⁾ Auch bei den Amphibien (Rana) wurden vom M. transversus stammende Fasern als zwerchfellartig angesprochen, allein es erscheint sehr fraglich, ob hier eine Homologie mit dem M. diaphragmaticus der Säuger vorliegt, da bei den letzteren die topographischen Beziehungen ganz andere sind, und der M. rectus abdominis beim Aufbau des Zwerchfells eine Hauptrolle spielt.

und wobei stets zwei Partien, nämlich eine *P. costo-sternalis* und eine *P. lumbalis* zu unterscheiden sind.

Wenn nun auch, alles in allem erwogen, die Urgeschichte des Säugetier-Zwerchfelles noch im Dunkeln liegt, so steht doch soviel fest, daß dasselbe mit der Entwicklung des Thorax und mit den veränderten Atmungsverhältnissen in engem Kausalnexus steht. Es handelt sich also dabei um einen wichtigen Respirationsmuskel und weiterhin auch um eine Hilfskraft beim Zustandekommen der sogenannten Bauchpresse.

c) Muskeln der Gliedmaßen.

Die Muskeln der Gliedmaßen sind als Abkömmlinge (Sprossen) der ventralen Rumpfmuskeln zu betrachten, und dieselben in ihren Einzelkomponenten auf letztere, d. h. auf die verschiedenen Myotome, zurückzuführen, muß als erstrebenswertes Ziel betrachtet werden. Die Zugehörigkeit der Gliedmaßenmuskeln zu den Rumpfmuskeln spricht sich, abgesehen von der Innervation durch ventrale Spinalnerven, auch noch in der Ontogenese zahlreicher Anamnia aus, während bei Amnioten die ursprüngliche Bildungsweise mehr oder weniger verwischt ist. Es handelt sich hier um eine abgekürzte Entwicklung.

Bei Fischen und noch mehr bei Dipnoern läßt sich die Flossenmuskulatur (und dies gilt im allgemeinen auch für die übrigen Wirbeltiere) in zwei Abteilungen bringen. Die eine greift von der Seitenrumpfmuskulatur, und zwar teils von der dorsalen, teils von der ventralen Hälfte auf den Schulter- und Beckengürtel über, die andere liegt im Bereich der freien Extremität. Letztere besteht bei den Fischen und Dipnoern im wesentlichen aus Levatoren, Abductoren und Depressoren der Flosse, und diese können wieder in mehrere Schichten, in tiefe und hohe, zerfallen. Bei Amphibien, wo, wie auch bei den höheren Wirbeltieren, eine ungleich geringere Myomeren-Zahl am Aufbau der Gliedmassen-Muskulatur sich beteiligt, werden die Verhältnisse entsprechend der Umwandlung der Flosse in ein Gehorgan, d. h. in einen Komplex mehrerer Hebel, viel kompliziertere. Es treten Heber, Senker, Anzieher, Rückwärts-, Vorwärts-Zieher und Dreher des Schulter- und Beckengürtels auf. Dazu gesellen sich dorsal liegende Strecken und ventral angeordnete Beuger der freien Extremitäten, und diese gliedern sich wieder in solche des Oberarmes und Oberschenkels, des Vorderarmes und Unterschenkels, der Hand, des Fußes, der Finger und Zehen. Kurz, die Mannigfaltigkeit der Differenzierung nimmt von den Urodelen an durch die Reihe der Reptilien und Vögel hindurch bis zu den Säugetieren beständig zu. Dabei tritt ihr Einfluß auf die Umgestaltung des Skelettes, wie vor allem auf den Viszeralschädel, die Scapula, das Becken und den Tarsus deutlich hervor.

Es liegt auf der Hand, daß die Muskulatur wie überall, so auch im Bereich der Extremitäten, in Anpassung an die Lebensverhältnisse die allergrößte Variationsbreite aufweist, wie dies namentlich bei grabenden und fliegenden Tieren hervortritt. Aber nicht nur dadurch erweisen sich die Muskulatur und ihre Innervation vielfach verschieden,

sondern es kommt auch durch die teils phylogenetisch, teils noch ontogenetisch vorsichgehende Wanderung der Gliedmaßen zu den allermännigfachsten Abänderungen, Verschiebungen etc.

Die wichtigsten Schultermuskeln, welche wir bei höheren Formen einen immer breiteren Ursprung am Rumpfe gewinnen sehen, sind der *Cucullaris*, der morphologisch zu ihm gehörige *Sternocleidomastoideus* (beides sind durch einen Hirnnerven, den *Accessorius*, versorgt), die *Rhomboidei* und der *Levator scapulae*. Es handelt sich dabei um Dreher-, Vor- und Rückwärtszieher des Schulterblattes. Als Antagonisten dieser Muskeln fungieren der *Serratus anticus major* und der *Pectoralis minor*.

Am Beckengürtel, dessen Beweglichkeit derjenigen des Schulterblattes gegenüber sehr in den Hintergrund tritt, darf man nicht ohne weiteres auf homologe Muskelgruppen schließen; man hat vielmehr in sehr vielen Punkten mit ganz anderen Verhältnissen zu rechnen, welche auf die funktionelle Verschiedenheit der hinteren Extremität zurückzuführen sind. So kommen z. B. die Homologa der auf die Bewegung, bezw. Fixation des Schulterblattes berechneten Muskeln (*Levator anguli scapulae*, *Rhomboideus*, *Serratus magnus*) im Bereich des Beckens in Wegfall. Viel größer, und namentlich bei Urodelen sehr deutlich sich aussprechend, ist die Ähnlichkeit der im Dienst der freien vorderen und hinteren Extremität stehenden Muskulatur. Hier wie dort finden sich Aus- und Einwärtsdreher des Oberarmes wie des Oberschenkels, ferner an der medialen Seite mächtige Anzieher (*Adduktoren*). Entsprechend der verschiedenen Winkelstellung des Ellbogen- und Kniegelenkes liegen die Streckmuskeln der vorderen Extremität an der hinteren, die der hinteren Extremität an der vorderen Peripherie, und gerade umgekehrt liegen die Beuger. Aus letzteren sind auch die an der Vorderextremität viel schärfer als an der hinteren individualisierten **Pronatoren** hervorgegangen. Die **Supinatoren** nahmen ihre Entstehung aus Streckmuskeln (vergl. das Nervensystem¹⁾).

Wie am Unterschenkel und Fuß, so kommt es auch am Vorderarm und an dem funktionell wichtigsten Gliedmaßenabschnitte, der Hand, bei verschiedenen Tiergruppen zu einer sehr verschiedenen Abspaltung einzelner Muskelschichten. Dieselbe steht im allgemeinen in gerader Proportion zu den physiologischen Leistungen des Fußes und der Hand, so daß bei der Primaten- und speziell bei der Menschenhand die feinste Differenzierung vorausgesetzt werden darf (vergl. das Hand- und Fuß-Skelett.)

d) Die Augenmuskeln.

Die Augenmuskeln sollen erst bei der Anatomie des Sehorganes eine Besprechung finden.

¹⁾ Wo es sich um Rückbildungsprozesse am Skelett handelt, gewinnen dieselben auch immer Einfluß auf die betreffenden Muskeln. So tritt bei Seikenen mit einer Verkümmern des Gliedmaßenskelettes gleichzeitig auch eine in distal-proximaler Richtung fortschreitende Verkümmern der zugehörigen Muskulatur ein.

Viszerale Muskeln.

Eine gesonderte morphologische Stellung nehmen die Muskeln des Viszeralskelettes (Kiemen- und Kiefer-Muskeln) ein und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Genese, als hinsichtlich ihrer Innervation (vergl. das Nervensystem).

Fische.

Die Viszeralmuskulatur der Fische ist bei Selachiern¹⁾ am besten bekannt und läßt sich folgendermaßen einteilen:

A. Kraniale oder zerebrale Muskeln, ursprüngliche Quer- oder Ringmuskeln.

Versorgende Nerven: V, VII, IX und X.

1. Constrictor arcuum visceralium, inkl. constrictor superficialis dorsalis und ventralis.

Levator labii superioris	} Innerv. durch V.
„ palpebrae nictitantis ²⁾	

Levator rostri	} Innerv. durch VII.
„ hyomandibularis	
Depressor rostri	
„ mandibularis und hyomandibularis	

Interbranchiales	„ „ IX, X.
----------------------------	------------

Trapezius	„ „ X.
---------------------	--------

2. Arcuales dorsales „ „ IX, X.

3. Adductores (inkl. Adductor mandibulae)	} „ „ V.
und Abductores arcuum branchialium	

	„ „ IX, X.
--	------------

B. Spinale Muskeln, ihrer morphologischen Stellung nach Längsmuskeln, welche, wie die übrige Rumpfmuskulatur, ursprünglich in Myomeren gesondert waren, und welche sich schon in sehr früher phylogenetischer Zeit mit dem Viszeralskelett in Verbindung gesetzt haben.

Versorgende Nerven: Nervi spino-occipitales³⁾ (früher „ventrale Vaguswurzeln“ genannt) und Nervi spiniales.

a) Epibranchiale spinale Muskeln im dorsalen Bereich des Viszeralskelettes.

4. Subspinalis	} Innerv. durch Nn. spino-occipitales.

5. Interbasales	} Innerv. d. Nn. spino-occipitales u. mitunter durch N. spinalis I.

¹⁾ Eine eigenartige, auf das umgeänderte Kopskelett (Saugapparat) und die Verhältnisse des Kiemenkorbes zurückführbare cranio-viszerale Muskulatur besitzen die Zyklontomen. Sie wird hier sekundär von der Rumpfmuskulatur überlagert.

²⁾ Dieser Muskel hat mit den Augenmuskeln der übrigen Vertebraten nichts zu schaffen.

³⁾ Darunter versteht man spinale Nerven, die in den Verband der Occipital-Region des Cranium übergegangen sind (vergl. das Kapitel über das Nervensystem).

b) Hypobranchiale spinale Muskeln im ventralen Bereich des Viszeralskelettes.

- | | | |
|--|---|---|
| 6. Coraco-arcuales inkl. Coraco-branchiales, Coraco-hyoideus und Coraco-mandibularis . . | } | Innerv. durch Nn. spinalis und z. T. durch den oder die letzten N. spino-occipitales. |
|--|---|---|

Bei Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern, Amphibien und Amnioten existieren keine epibranchialen spinalen Muskeln, während die hypobranchialen in einer (den Selachiern gegenüber) stark veränderten Form fortbestehen. Sehr vereinfacht sind sie z. B. bei Teleostiern. Bei Amphibien handelt es sich dabei um die nur partiell durch das Sternum und den Schultergürtel unterbrochene Fortsetzung des Rectusystems des Rumpfes (*M. sterno-hyoideus*). Der Grund jenes verschiedenen Verhaltens beruht auf den verschiedenen Lebensbedingungen, welchen sich das Viszeralskelett, bezw. die Respirationsorgane anpassen.

Amphibien.

Es ist a priori zu erwarten, daß die Muskulatur des Viszeralskelettes bei Kiemenatmenden Amphibien reicher entwickelt ist, als bei Lungenatmenden. Dort werden wir also viel mehr an niedrigere Formen sich anschließenden, hier dagegen modifizierten, resp. reduzierten Verhältnissen begegnen.

Die Muskulatur der Kiemenbogenerven kann man in drei Gruppen einteilen, in eine dorsale (*Mm. levatores arcuum*), eine mittlere (Kiemenbüschelmuskeln und *M. ceratohyoideus externus*), und in eine ventrale Gruppe (*M. ceratohyoideus internus*, *Mm. subarcuales* und *M. interbranchialis* 3 bzw. 4). Im Bereich der dorsalen Gruppe ist die Innervation eine streng branchiomere. Im Bereich der mittleren Gruppe greifen die verschiedenen Nervengebiete ineinander über, und in der ventralen Gruppe ist es zu ausgedehnteren Verschiebungen gekommen.

Zwischen beiden Unterkieferhälften liegt als letzter Rest des *Musculus constrictor superficialis ventralis* der Fische ein in das Gebiet des dritten Trigeminusastes und des Facialis fallender, quergefaserter Muskel (*M. mylohyoideus* s. *interbranchialis*). Er steht als Heber des Bodens der Mundhöhle in wichtigen Beziehungen zum Atmungs- und Deglutitionsgeschäft und setzt sich durch die ganze übrige Reihe der Wirbeltiere fort bis zum Menschen hinauf (Fig. 134, 135 *Mh Mhi*¹⁾).

Über dem *Mylohyoideus*, d. h. dorsal von ihm, liegt wieder die mit *Myocommata* versehene Fortsetzung der Stammmuskulatur, nämlich der *Omo-*, *Sterno-* und *Geniohyoideus* (Fig. 135 *Re*¹⁾,

¹⁾ Der *M. intermandibularis anterior* wird nur vom 3. Trigeminusast versorgt, der *M. intermandibularis posterior* dagegen erhält seine Innervation durch den Trigeminus und den Facialis; der *M. interhyoideus*, resp. die sich aus ihm differenzierenden Muskeln werden vom Facialis versorgt, dem motorische *Glossopharyngeus*-Elemente beigemischt sind.

Gh). Auch diese Muskeln, welche als Rückzieher, resp. als Vorwärtszieher des Viszeralskelettes fungieren, werden vom I. und II. Spinalnerven versorgt.

Im Gegensatz zu den Fischen kommt es bei Amphibien zur Differenzierung einer eigentlichen Zungenmuskulatur, nämlich zu einem Hyoglossus und Genioglossus. Auch diese Muskeln sind aus dem vordersten Abschnitte der ventralen Stammmuskulatur hervorgegangen zu denken und setzen sich von den Amphibien auf alle übrigen Wirbeltiere fort. Ihr Innervator ist der Hypoglossus, resp. der I. oder selbst (Anuren) der II. Spinalnerv.

Was nun die Muskeln des Zungenbeines und der Kiemenbogen betrifft, so kann man sie bei Perennibranchiaten und Salamanderlarven nach Analogie der Fische in eine ventrale und in eine dorsale Gruppe zerlegen; bei erwachsenen Salamandern und Anuren schwindet letztere, und nur die ventrale persistiert. Bei der Bewegung handelt es sich um eine Hebung und Senkung, Vor- und Rückwärtsziehung der Kiemenbogen.

Zu diesen Muskeln kommen bei kiemenatmenden Amphibien noch die vom IX. und X. Hirnnerv versorgten Heber, Senker und Anzieher der Kiemenbüschel.

Die Kiefermuskeln zerfallen in einen vom N. facialis versorgten Senker (den hier noch einbäuchigen Digastricus s. Biventer mandibulae¹⁾, Fig. 134 *Dg*) und in mehrere in das Gebiet des III. Trigeminus fallende Heber des Unterkiefers (Masseter, Temporalis und Pterygoideus, Fig. 134 *Ma, T*) (= hohe und tiefe Portion eines Adductor mandibulae). Von diesen Muskeln ist der Biventer auf die zum Unterkiefer ziehende Portion des M. constrictor superficialis der Fische zurückzuführen. Er entstammt demselben Mutterboden, wie das Platysma, und wirkt als ein Öffner des Mundes.

Die *Mm. masseter, temporalis* und *pterygoidei* sind auf den Adductor mandibulae der Selachier zurückzuführen.

Amnioten.

Mit der Vereinfachung des Viszeralskelettes ist bei Amnioten auch eine bedeutende Reduktion der zugehörigen Muskulatur eingetreten. Selbstverständlich fehlen sämtliche auf die Kiemenatmung berechnete Muskeln, und die ventrale Stammmuskulatur wird, wie schon oben erwähnt, in ihrem Lauf nach vorwärts stets durch das Brustbein, resp. den Schultergürtel unterbrochen. Gleichwohl aber begegnen wir auch hier an dem immer mehr zur Ausbildung kommenden Hals und am Boden der Mundhöhle den uns schon von den Amphibien her bekannten Muskeln, also dem Mylohyoideus, Sterno-, Omo- und Geniohyoideus, sowie dem Hyoglossus und Genioglossus. Dazu kommen noch ein M. sternothyreo-

¹⁾ Ein vorderer Biventer-Bauch tritt erst infolge der Umlagerung einer oberflächlichen Schicht der ursprünglich quer gerichteten Fasern des M. mylohyoideus in eine Längsrichtung bei Säugern auf. Seine Verbindung mit der Sehne des hinteren Biventerbauches ist hier also erst sekundär entstanden, und dies gilt ebenso für die Beziehungen des M. mylohyoideus zum Zungenbein.

ideus und (in dessen Verlängerung gelegen) ein *M. thyreo-hyoideus*.

Eine sehr bemerkenswerte Muskelgruppe der Säuger stellen folgende, vom *Processus styloideus* oder vom *Ligamentum stylo-hyoideum* entspringende, zahlreichen Variationen unterworfenen Muskeln dar: *Mm. stylohyoidei*¹⁾, *styloglossi* und *stylopharyngei*. Sie liegen teils im *Facialis*-, teils im *Glossopharyngeus*-Gebiet und wirken als Retraktoren der Zunge und Levatoren des Pharynx und des Zungenbeines.

Die Kiefermuskeln sind dieselben, wie bei den Amphibien, doch unterliegen sie, wie besonders die *Pterygoidei*, einer viel schärferen Differenzierung, d. h. sie zeigen eine fortgeschrittenere Abschiebung in hohe und tiefe, bezw. in äußere und innere Portionen und weisen eine durchweg kräftigere Ausbildung auf. Bei Vögeln, Reptilien und Säugern kann es noch zu sekundären Abspaltungen kommen, wie z. B. beim *M. temporalis*. (Veränderte Skelettverhältnisse, Einflüsse des Gebisses.) Über den *Biventer* wurde schon oben das Nötige mitgeteilt.

Rückblick.

Die aus dem mittleren Keimblatt entstehende Muskulatur zerfällt ihrer histologischen Beschaffenheit nach in zwei Gruppen, nämlich in eine solche mit glatten und in eine mit quergestreiften Elementen. Erstere ist phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten.

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbeltieren vorwiegend an die Eingeweide, die Haut und die Gefäße gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos vom Willen beherrschte, quergestreifte Muskulatur, mit der wir es hier allein zu schaffen haben, ihre vornehmliche Verwendung im Dienste des Skelettes.

Hinsichtlich der Anordnung am Körper läßt sich im Muskelsystem jedes Wirbeltieres eine aus den Myotomen hervorgehende parietale Stammzone (Seitenrumpfmuskel) als älteste und ursprünglichste Muskelgruppe unterscheiden. Sie zerfällt sekundär in eine dorsale und in eine ventrale Partie und besteht aus einer großen Zahl von metamer angeordneten Unterabteilungen (Myomeren). Zunächst am Rumpfe auftretend und dafür bestimmt, die fleischigen Körperwände zu bilden, bleibt sie nicht auf diese beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf den Hals, sowie auf den Kopf, und gewinnt hier wichtige Beziehungen zum Viszeral-Apparat (*M. coraco-hyoideus* und Zungenmuskeln, Muskeln des Augapfels). Im übrigen nehmen die Kiefer- und Kiemenmuskeln als „viszerale Muskeln“ sowohl nach der genetischen Seite (Seitenplatten-Derivate) als hinsichtlich ihrer Innervation eine gesonderte morphologische Stellung ein.

1) Vielleicht ist dieser Muskel zusamt dem *M. stapedius* (vergl. das Gehörorgan) von der dorsalen Portion der zum Hyoid laufenden tiefen Konstriktorschicht der Fische abzuleiten. Wahrscheinlicher ist es aber, daß er der ventralen Portion des genannten Konstriktors entspricht.

Eine besondere Gruppe bilden die Hautmuskeln, welche sowohl von parietalen als von viszeralen Muskeln sich abspalten und Beziehungen zum Integument gewinnen können.

Wieder eine besondere Stellung nimmt das Zwerchfell ein, durch welches bei höheren Formen eine Abkammerung des Cöloms in ein Cavum abdominis und in ein Cavum thoracis erreicht wird. Ohne in die hierbei in Betracht kommenden ursächlichen Momente vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus einen klaren Einblick zu besitzen, kann man das Diaphragma in myologischer Hinsicht immerhin als Appendix der Rumpfmuskeln betrachten. — Auch die Gliedmaßenmuskeln sind als Abkömmlinge der ventralen Zone des großen Stamm-Muskel-Gebietes anzusehen.

Maßgebend für den morphologischen Wert eines Muskels ist stets die betreffende Innervation.

D. Elektrische Organe.

Elektrische Organe finden sich bei gewissen Fischen, und zwar bei einem südamerikanischen Aale (*Gymnotus electricus*), bei zahlreichen, namentlich in südlichen Meeren häufig vorkommenden Rochen und bei einem afrikanischen Welse (*Malopterurus electricus*). *Gymnotus*, der Zitteraal, besitzt weitaus die stärkste elektrische Kraft; an ihn reiht sich der Zitterwels und an diesen der Zitterrochen. Die elektrischen Batterien dieser drei Fische liegen an verschiedenen Körperteilen, so bei *Torpedo* in Form einer breiten, den ganzen Körper durchsetzenden Masse seitlich am Kopf zwischen den Kiemensäcken und dem Properterygium (Fig. 136 E), bei *Gymnotus* in der ventralen Hälfte des außerordentlich langen Schwanzes (Fig. 137, 138 E), also an der Stelle, wo man sonst die ventrale Hälfte des großen Seitenrumpfmuskels zu finden gewohnt ist.

Bei *Malopterurus* trifft man die Organe¹⁾ fast in der ganzen Zirkumferenz des Leibes, wo sie zwischen Haut und Muskulatur, namentlich an den Seiten, stark entwickelt sind und den Fisch fast seiner ganzen Länge nach mantelartig umhüllen. Auf dem Scheitel reichen sie oralwärts bis zur Querebene der Augen, und ebenso dringen sie ventralwärts in starker Verschmälerung weit nach vorne; links und rechts dagegen entsteht eine beträchtliche Lücke durch die Ein-

¹⁾ Sie bestehen, makroskopisch betrachtet, aus einer sulzigen, durchscheinenden, grauen oder gelblich-grauen Masse, welche untrennbar mit der oberflächlichen Hautschicht verbunden ist, während sie den tieferen Teilen nur sehr lose aufliegt und von denselben durch eine aponeurotische Membran abgeschlossen wird. Unter letzterer folgt noch eine lockere Bindegewebs- und Fettschicht, und erst unter dieser liegt die Muskulatur. Bei jungen Exemplaren stellt das ganze elektrische Organ eine einheitliche Masse dar, bei älteren Tieren aber wird dasselbe durch ein von der dorsalen und ventralen Mittellinie einwachsendes, bindegewebiges Septum in zwei gleiche Hälften geteilt und zeigt dadurch einen bilateral symmetrischen Charakter. Dieser spricht sich auch durch die Art der Innervation aus. — Das Gewicht des ganzen elektrischen Organes beträgt etwas mehr als ein Drittel des gesamten Körpergewichtes.

lagerung der Kiemenhöhle und der spaltförmigen Öffnung vor den Brustflossen.

Viel schwächere Schläge erteilen jene Fische, die man früher als „pseudoelektrische“ bezeichnete, deren elektrische Kraft aber längst durch Experimente positiv nachgewiesen ist. Aus diesem Grunde erscheint es zutreffender, dieselben als schwach elek-

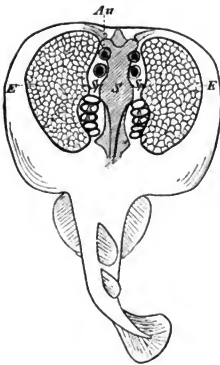


Fig. 136.

Fig. 136. *Torpedo marmorata*, das elektrische Organ (E) freigelegt. Au Auge, KK Kiemen, S Schädel, Sp Spritzloch.

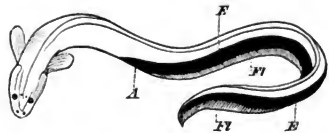


Fig. 137.

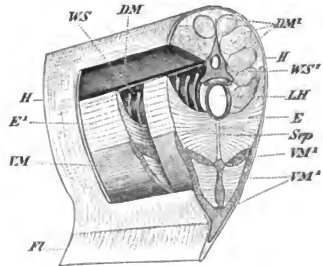


Fig. 137a.

Fig. 137a. Dasselbe im Querschnitt. E das elektrische Organ im Querschnitt (E) und von der Seite (E'), F Flosse, DM, DM' dorsale, teilweise im Quer-, teilweise im Längsschnitt sichtbare dorsale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, VM, VM' ebenso der ventralen Hälfte desselben, H äußere Haut, LH letztes Ende der Leibeshöhle, Sep sagittales, fibröses Septum, welches das elektrische Organ und die ventrale Rumpfmuskulatur in zwei gleiche Hälften scheidet, WS, WS' Wirbelsäule von der Seite mit den austretenden Spinalnerven und im Querschnitt.

trische zu bezeichnen. Dahin gehören nach Abzug der stark elektrischen Rochen die übrigen Rochen, die verschiedenen, zu der Abteilung der Teleostier gehörigen Mormyrus-Arten mit *Gymnarchus*. Bei allen diesen liegen die elektrischen Organe, welche sich in ihrem Bau von denjenigen der stark elektrischen Fische nicht unterscheiden, auf beiden Seiten des Schwanzendes, und zwar derart angeordnet, daß sich die metamere Schichtung der weiter nach vorne liegenden Muskelsegmente direkt auf sie fortsetzt, wodurch z. B. bei den

Mormyriden jederseits eine obere und eine untere Reihe von elektrischen Organen existiert.

Die elektrischen Apparate aller genannten Fische fallen in histogenetischer Beziehung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt¹⁾. Alle sind als umgewandeltes Sarkoplasma der quergestreiften Muskulatur (Kernwucherungsprozeß embryonaler Muskelbündel mit Quellung der umgewandelten Muskelsubstanz) und die dazu gehörigen Nerven als Homologa der motorischen Endplatten, wie wir sie sonst bei den Muskeln zu finden gewohnt sind, aufzufassen. Damit ist auch ihre Einreihung in das Kapitel über das Muskelsystem hinlänglich motiviert.



Fig. 138. Elektrische Säulen von *Torpedo marmorata*. (Halbschematisch.)

Was den feinen Bau der elektrischen Organe anbelangt, so begegnen wir im wesentlichen überall denselben Einrichtungen. Das Gerüste wird gebildet aus fibrösem, zellreichem Gewebe, welches, teils in der Längs-, teils in der Querachse des Organs verlaufend, zu einem Fachwerk angeordnet ist, an dem wir Tausende von polygonalen oder auch mehr abgerundeten Kammern oder Kästchen unterscheiden.

Diese abgekammerten Räume sind von einer homogenen, flüssigen oder halbflüssigen Grundsubstanz, der obengenannten metasarkoblastischen Substanz oder Zwischen-Schicht erfüllt, deren wahrer Charakter noch nicht hinreichend bekannt ist. Sie enthält viele große runde und ovale Kerne, sowie stark lichtbrechende Körperchen von fraglicher Natur. Die eigentliche elektrische End-Platte wird durch eine Nervenausbreitung („Terminalplexus“, „Terminalverästelung“) dargestellt, welche in außerordentlich feiner Verteilung die ganze untere Fläche der obengenannten Zwischenschicht einnimmt, und welche in die sarkoblastische Grundmaße kontinuierlich übergeht. Die letzten Nervenenden sind nicht sicher nachgewiesen.

Bei den Rochen reihen sich die durch die bindegewebigen zahlreichen Blutgefäße und Nerven einschließenden Septa abgegrenzten Kästchen in dorso-ventraler, bei *Gymnotus* und *Malopterurus* in rostro-kaudaler Richtung aneinander und bilden so förmliche prismatische Säulen (vergl. später die elektrische Stromrichtung).

Die betreffenden Nerven können bei den verschiedenen elektrischen Fischen sehr verschiedenen Quellen entstammen. So kommen bei *Torpedo*, wo es sich bei der Anlage des elektrischen Organes wahrscheinlich um Umwandlung eines Teiles des großen Kiefermuskels (Adduktor) und des *M. constrictor communis* des Kiemenkorbes handelt, der VII., IX. und die beiden ersten Kiemenäste des X. Hirnnerven in Betracht. Im Zentralorgan entspricht ihnen der in der Gegend des Nachhirns gelegene sogen. *Lobus electricus*. Bei sämtlichen schwach elektrischen Fischen, ebenso

¹⁾ *Malopterurus* scheint hinsichtlich der Genese des Organes eine Ausnahme zu machen, doch kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

auch bei *Gymnotos*, wo über 200 Nerven zum elektrischen Organ treten, stammen die Nerven vom Rückenmark, und höchst wahrscheinlich stehen sie zu den bei letzterem Fisch besonders stark entwickelten Vorderhörnern des Rückenmarks in nächster Beziehung. Sehr merkwürdig ist, daß die elektrischen Nerven des Zitterwels jederseits von einer monströsen, in der Nähe des zweiten Cervikalnerven gelegenen linsenförmigen Ganglienzelle des Rückenmarkes entspringen, die sich zwischen der Außenfläche der Rumpfmuskulatur und dem überliegenden elektrischen Organ, beziehungsweise dessen fibröser und fettiger Unterlage, bis gegen das Schwanzende des Tieres in eine enorme, immerwährend sich teilende und während ihres Laufes allmählich um das 34600fache ihres Ursprungs an Masse gewinnende Nervenprimitivfaser fortsetzt. Letztere ist von einer dichten Scheide umgeben, welche etwa hundertmal stärker ist, als jene.

Es gilt als feststehendes, für alle elektrischen Fische geltendes Gesetz, daß diejenige Seite der elektrischen Platte, an welcher sich die Nervenendausbreitung findet, im Moment des Schlages elektropositiv, die entgegengesetzte aber elektropositiv ist. Auf Grund dessen ist es bei der entgegengesetzten Anordnung der Teile bei *Gymnotus* und *Malopterurus* erklärlich, daß der elektrische Schlag bei diesen Fischen nicht in derselben, sondern in verschiedenen Richtungen erfolgen muß; so bei *Malopterurus* vom Kopf gegen den Schwanz, bei *Gymnotus* aber in umgekehrter Richtung. Bei *Torpedo* geht der Schlag von unten nach oben.

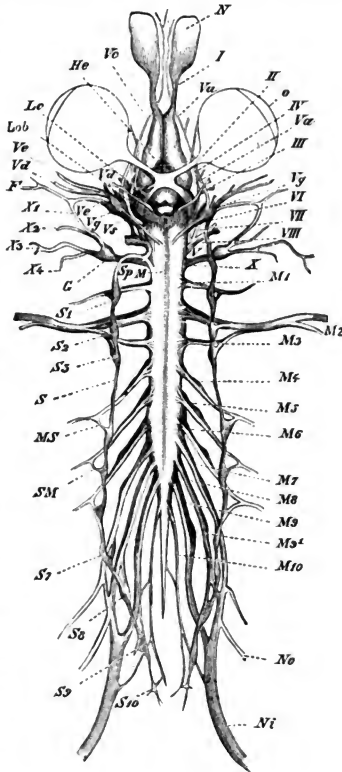
Experimente haben gelehrt, daß alle elektrischen Fische gegen elektrische Ströme immun sind, doch hat dies seine Beschränkung, indem frei präparierte Muskeln und Muskelnerven, sowie die elektrischen Nerven selbst durch den Strom erregbar sind. Die höchste und letzte Frage in betreff der Zitterfische ist natürlich die nach dem Mechanismus, durch welche die elektrischen Platten vorübergehend in Spannung geraten. Die Beantwortung dieser Frage, ob schon vermutlich nicht so schwierig, wie die der Frage nach dem Mechanismus der Muskelverkürzung, ist doch noch in weitem Felde. Das Einzige, was man mit Sicherheit behaupten kann, ist, daß sie unter dem Einfluß des Willens elektromotorisch werden.

E. Nervensystem.

Das Nervensystem hat die wichtige Aufgabe, den Organismus mit der Umgebung in Rapport zu setzen, d. h. mittelst der Sinnesorgane Eindrücke aufzunehmen und dieselben durch Leitungsbahnen dem Zentralorgan zuzuführen (*sensible Nervenbahnen*). Andererseits dient es dazu, Willenserregungen auszulösen und dieselben auf den Bewegungsapparat, in specie auf Muskelemente, zu übertragen (*motorische Nervenbahnen*). In welch innigem, untrennbarem Konnex Muskel und Nerv miteinander stehen, wurde schon früher ausdrücklich betont. Das gesamte Nervensystem ent-

stammt dem äußeren Keimblatt, dem Ektoderm („Sinnesblatt“). Es handelt sich um Differenzierung von Nervenzellen (Ganglienzellen), aus welchen später Fasern, als leitende Bahnen, auswachsen. Dieselben treten in zweierlei Formen auf, die man als markhaltige und als marklose bezeichnet, beide aber besitzen als wichtigsten Teil einen in ihrer Achse verlaufenden, das leitende Element darstellenden Faden, den sogenannten Achsencylinder. Während dieser bei den markhaltigen Fasern von einer, aus stark lichtbrechender, fettartiger Masse, dem Myelin, bestehenden Substanz, dem sogenannten Mark, sowie meist noch von der sogenannten Schwann'schen Scheide umhüllt wird, besitzen die marklosen (blassen) Nervenfasern nur eine einzige Außenhülle, die Schwann'sche Scheide.

Fig. 139. Das gesamte Nervensystem des Frosches. *F* N. facialis, *G* Ganglion N. vagi, *He* Großhirnhemisphären (Vorderhirn), *I*—*X* erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *Lob* Lobi optici (Mittelhirn), *Lo* Tractus opticus, *M* Rückenmark, *M¹—M¹⁰* Rückenmarksnerven, welche bei *MS* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (*S*—*S¹⁰*) des Sympathicus *S* eingehen, *N* Nasensack, *Ni* Nervus ischiadicus, *No* Nervus obturatorius, *o* Bulbus oculi, *Va*—*Ve* die verschiedenen Äste des Trigemini, *Vg* Ganglion semilunare (Gasseri), *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion semilunare (Gasseri), *X¹—X⁴* die verschiedenen Äste des Vagus, Einzelne Fasern des Sympathicus sollten den Vagus in peripherer Richtung begleiten.



Ein gewisser Teil des in den Bereich der Anlage des Nervensystems fallenden ektodermalen Gewebes wird nicht in Nervensubstanz, sondern in epitheliale Gebilde (Ependym), sowie in eine Stütz-, Kitt-, bzw. in eine Isolationsmasse (Neuroglia) ver-

wandelt, welche in jenem Abschnitt, den man als das **zentrale Nervensystem** bezeichnet, eine große Rolle spielt. Als sekundäre Hüllmasse mesodermaler Natur kann dann noch Bindegewebe in den verschiedensten Modifikationen hinzutreten; auch Blutgefäße, sowie das Lymphsystem spielen, zumal beim Zentralorgan, eine bedeutende Rolle. Die peripheren Bahnen sind, im Gegensatz zu den Zentralorganen, verhältnismäßig nur spärlich mit Blut versorgt.

Aus dem Vorstehenden erhellt, daß das Nervensystem in ausgebildetem Zustande in verschiedene Abschnitte zerfällt. Diese bezeichnet man als das **zentrale** und als das **periphere Nervensystem**. Zu letzterem ist auch das sympathische System zu rechnen, welches bei der Versorgung der Eingeweide, der Blutgefäße und der Drüsen eine große Rolle zu spielen berufen ist. Es steht in außerordentlich wichtigem physiologischen Rapport mit dem cerebro-spinalen System.

Das **zentrale Nervensystem**, unter welchem wir das **Gehirn** und das **Rückenmark** begreifen, entsteht zuerst, während die peripheren Nerven mit ihren Ganglien sich erst später anlegen.

I. Das zentrale Nervensystem.

Das **zentrale Nervensystem** erscheint bei Wirbeltieren in seiner ersten Anlage als eine dorsal von der Rückenseite, in der Körperlängsachse gelagerte Rinne, die man als **Medullar-Rinne** bezeichnet. Von der Hautoberfläche her sich einsenkend, besteht sie, wie jene, ursprünglich nur aus epithelialen Zellen. Erst später, nachdem sie sich mit ihren Rändern, dorsalwärts verwachsend, zur **Medullar-Röhre** geschlossen hat, kommt es zur Ausbildung von zentralen Stationen für die Sinnesorgane, also von Sinneszentren, sowie von motorischen Zentren und weiterhin zur Ausbildung von neuen Zentren, welche den ursprünglichen, einfachen Reflexbogen komplizieren. Hand in Hand damit bilden sich Fasern, welche mit der physiologischen Leitung in zentripetaler (sensible Bahnen) und zentrifugaler (motorische Bahnen) Richtung betraut sind. Zu allen diesen Faktoren, welche für die Ausbildung des Zentralnervensystems in Betracht kommen, gesellen sich, ganz abgesehen von den Sinnes- und Nervenorganen, noch weitere Einflüsse, welche zugleich den Kopf modellieren. Trotz aller dieser auf das Nervenrohr einwirkenden, zu weitgehenden Modifikationen führenden Prozesse, bleibt doch noch ein ansehnlicher Rest von Epithelien unverbraucht, und dies sind die bereits erwähnten, für den Bauplan des Gehirns bedeutungsvollen sogenannten Ependym- und Gliazellen.

Frühe schon läßt sich der vordere, kopfwärts schauende Abschnitt des Medullarrohres durch seine stärkere Ausdehnung als **Gehirnanlage**, der hintere, ungleich längere und schlankere Abschnitt, als späteres **Rückenmark** unterscheiden. Beide entstehen also aus einer und derselben einheitlichen Grundanlage und schließen einen Kanal ein, den man im Rückenmark als **Canalis centralis**, im Gehirn als **Ventrikelraum** bezeichnet.

Anfangs sehr weit, erfahren beide, zumal der erstere, eine um so größere Beschränkung, je mehr sich die Wandungen verdicken.

An gewissen Stellen verharrt das Hirnrohr zeitlebens auf dem Zustand eines einschichtigen Epithels, d. h. auf jenem frühen Stadium, welches das gesamte Neuralrohr zu Beginn seiner Entwicklung zu der Zeit charakterisiert, wo in ihm noch ektodermales Stütz- und Nervengewebe undifferenziert enthalten sind. Wir werden also überall da, wo wir diesem Verhalten begegnen, auf primitive, bzw. auf reduzierte Zustände schließen dürfen.

Bei der Bildung des Rückenmark und das Gehirn umhüllenden, bindegewebigen Membranen hat man zunächst, wie z. B. bei Fischen, eine äußere und eine innere Schicht zu unterscheiden. Erstere liegt den Wänden des Skeletts enge an, fungiert als inneres Perichondrium, resp. als Periost. Sie wird gewöhnlich als *Dura mater* bezeichnet. Die innere Schicht ist wesentlich für die Ernährung des zentralen Nervensystems bestimmt und führt den Namen *Pia mater*. Bei höheren Wirbeltieren kommt es zwischen *Pia* und *Dura mater* zur Ausgestaltung eines maschigen, lockeren Gewebes, zur sogenannten Spinnwebenhaut oder *Arachnoidea*. Sie ist von Lymphe durchströmt und steht in der Gegend der *Medulla oblongata* mit den Ventrikeln des Gehirnes in offener Verbindung.

Im Bereich der *Dura mater* können sinuöse, vom Venenblut durchströmte Hohlräume auftreten, welche speziell bei Säugtieren, wo die *Dura mater* Fortsätze gegen das Gehirn herein erzeugt (Sichel, Zelt), als Blutleiter bezeichnet werden. Sie nehmen das venöse Blut des Gehirnes auf und leiten es zum großen Teil in die *Vena jugularis*.

1. Das Rückenmark (Medulla spinalis).

Während das Rückenmark seiner ursprünglichen Anlage nach von gleichmäßiger Dicke ist, können an ihm bei fortschreitender Entwicklung an jenen Stellen, wo es sich um die Ausbildung stärkerer, für die Gliedmaßen bestimmter Nerven handelt, Anschwellungen auftreten. Im Innern liegt der sogenannte Centralkanal, welcher bei vielen Säugern in der Lendengegend sekundär eine Erweiterung erfahren kann¹⁾.

Ursprünglich in gleicher Länge wie das Wirbelrohr sich anlegend (Fig. 140 A), bleibt das Rückenmark später häufig im Wachstum hinter jenem zurück und erscheint dann wesentlich kürzer. In diesem Falle (Primaten, Chiropteren, Insektivoren, anure Batrachier, gewisse Fische) strahlt es an seinem Ende in ein Nervenbüschel, in die sog. *Cauda equina* (Fig. 140 A), auseinander. Diese liegt noch innerhalb des Wirbelkanales und läßt die Sakralnerven aus sich hervorgehen. Gleichwohl erstreckt sich auch unter solchen Verhältnissen noch eine axiale Verlängerung der *Medulla* weit

¹⁾ Nicht zu verwechseln damit und zum Centralkanal in gar keiner Beziehung stehend, ist der sogen. „*Sinus rhomboidalis*“ im Lumbalmark der Vögel. Dieser entsteht durch Auseinanderweichen der beiden Seitenhälften des Markes, zwischen welche sich modifiziertes Glagewebe einschleibt. Deshalb spricht man bei Vögeln passender von einem *Septum dorsale* oder von einem Lumbalwulst, als von einem *Sinus rhomboidalis*.

nach hinten, allein dieselbe ist auf einen dünnen, fadenartigen Anhang reduziert (Filum terminale).

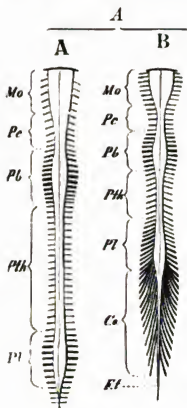
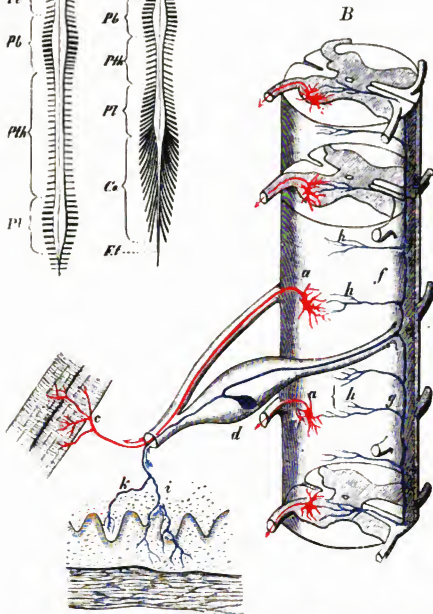


Fig. 140 A. Schematische Darstellung des Rückenmarks mit den austretenden Nerven. A ein Rückenmark, welches bis zur Schwanzspitze geht, B ein anderes, welches von der Schwanzspitze weit nach vorne schon aufhört und nur das Filum terminale *F.t.* nach hinten entsendet. *Ce* Cauda equina, *Mo* Medulla oblongata, *Pb* Pl. brachialis, *Pc* Plexus cervicalis, *Pl* Pl. lumbosacralis, *Phk* Nervi thoracici.



B Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensiblen Fasern, sowie der Beziehungen der sensiblen Kollateralen zu den Ursprungsstellen der vorderen Wurzeln. Nach M. v. Lenhossék. Das Rückenmark ist durchsichtig dargestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen (*a*) entspringen die Fasern der vorderen Wurzel (*b*), deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen (*c*) dargestellt ist. In dem im Verhältnis zum Rückenmark sehr stark vergrößerten Spinalganglion (*d*) ist nur eine einzige Ganglienzelle wiedergegeben, deren zentraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei *e* gablig in die aufsteigende (*f*) und absteigende (*g*) Stammfaser teilt, die oben

und unten nach Einbiegung in die graue Substanz, frei endigt und unterwegs mehrere Kollateralen (*h*) abgibt. Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzellen strebt als periphere sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung teils als nackte Endarborisation in der Epidermis (*i*), teils als Aufknäuelung in einem Corpusculum tactus (Meißner'schen Körperchen) (*k*) zur Ansicht gebracht ist.

Der bilateral-symmetrische Bau des Rückenmarks spricht sich in einer an seiner Ventralseite verlaufenden Längsfurche aus, und denkt man sich die Austrittsstellen der dorsalen (sensiblen) und der ventralen (motorischen) Nervenwurzeln je untereinander durch

eine Längslinie verbunden, so läßt sich jede Rückenmarkshälfte in drei Stränge, nämlich in einen unteren (ventralen), seitlichen (lateralen) und in einen oberen (dorsalen) zerfallen. Der vordere und seitliche Strang bilden genetisch eine Einheit („Vorderseitenstrang“). Die menschliche Anatomie gebraucht für jene Stränge die Bezeichnungen Vorder-, Seiten- und Hinterstränge.

Gegen das Gehirn hin geht das Rückenmark in die sogenannte Medulla oblongata über, und zugleich öffnet sich der Centralkanal in den Ventrikelraum.

Was den feineren Bau des Rückenmarkes betrifft, so lassen sich stets zwei nervöse Substanzen, nämlich eine nur aus Fasern bestehende weiße und eine aus Fasern und Ganglienzellen zusammengesetzte graue Substanz unterscheiden. Beide zeigen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen bei verschiedenen Tiergruppen, wie auch nach verschiedenen Regionen des Rückenmarkes, ein sehr wechselndes Verhalten, doch nimmt die weiße Substanz in der Regel eine mehr periphere, die graue dagegen eine mehr centrale Lage ein. Häufig lassen sich an der grauen Substanz, deren Zellengruppen an vielen Stellen eine metamere Anordnung zeigen¹⁾, auf dem Querschnitt ein Paar vorderer und ein Paar hinterer, in die weiße Substanz einragender Fortsätze, die man als Columnae anteriores und posteriores oder auch als Vorder- und als Hinterhörner bezeichnet, unterscheiden.

2. Das Gehirn (Cerebrum).

Schon bevor das Neuralrohr geschlossen ist, zeigt sich häufig das Vorderende der Medullarplatte verbreitert und in drei Abschnitte gegliedert, die man als **primitives Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen** bezeichnet (Fig. 141 *G, I, II, III*). Der Binnenraum dieser Bläschen entspricht, wie oben schon erwähnt, den späteren Ventrikeln und steht mit dem Centralkanal des Rückenmarkes in direkter Verbindung.

In einer späteren Entwicklungsperiode läßt das Hirnrohr eine Gliederung in fünf Abschnitte erkennen, und die einzelnen Abschnitte, von vorne nach hinten gezählt, heißen jetzt: **sekundäres Vorderhirn, Zwischen-, Mittel-, sekundäres Hinter- und Nachhirn** (Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon, Myelencephalon). Das Mittelhirn wird auch als Vierhügelregion (ein der menschlichen Anatomie entlehnter Ausdruck), das Hinterhirn als Kleinhirn, und das Nachhirn als verlängertes Mark (Medulla oblongata) bezeichnet. Letzteres kommt sehr früh zur Ausbildung²⁾.



Fig. 141. Embryonalanlage des zentralen Nervensystems (Schema). *G* Gehirn mit seinen drei primitiven Bläschen (*I, II, III*), *R* Rückenmark.

1) Der metamere Charakter des Rückenmarkes spricht sich auch phylogenetisch und ontogenetisch in den primären segmentalen Blutgefäßen aus. Die ventralen und dorsalen Längsbahnen der Gefäße entstehen erst sekundär.

2) Die neue anatomische Nomenklatur fällt unter dem Namen Rhombencephalon das Myelencephalon, Metencephalon, den sogen. Isthmus, einen zwischen dem Metencephalon

Aus dem sekundären Vorderhirn, welches sich aus der oberen seitlichen Partie des Diencephalon differenziert, und aus welchem man zwei halbkugelartige Partien (**Hemisphären**) unterscheiden kann, gehen die Riechlappen hervor, und diese sind insofern von größter Bedeutung, weil sich das Telencephalon in phylogenetischer Beziehung, und zwar speziell in seinen tieferen basalen

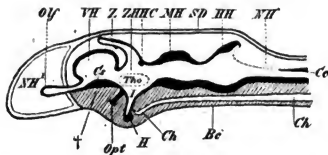


Fig. 142. Sagittalschnitt durch Schädel und Hirn eines (idealen) Wirbeltierembryos. *Be* Basis cranii, *Cc* Canalis centralis, *Ch* Chorda dorsalis, *HC* hintere Kommissur, *HH* Hinterhirn, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *NH'* Nasenhöhle, *SD* Schädeldacke, *VH* sekundäres Vorderhirn, basalwärts mit dem Corpus striatum (*Cs*) nach vorne mit dem ausgestülpten Lobus olfactorius (*Olf*). *ZH* Zwischenhirn (primäres Vorderhirn), welches sich dorsalwärts zum Zirbel (*Z*) und basalwärts zum Infundibulum (*I*) samt Hypophyse (*H*) ausgezogen hat. Nach vorne hat sich der Sehnerv (*Opt*) und in der Seitenwand der Schlägel (*Tho*) angelegt.

Bezirken in engstem Anschluß an das Riechorgan gebildet hat.

Indem sich die basale Bläschenwand dieses Hirnteils zu einem mächtiger ins Ventrikellumen einspringenden Stammganglion (Corpus striatum verdickt, kann man letzteres dem übrigen Teil des Bläschens, welcher als Mantelzone (Pallium) bezeichnet wird, gegenüberstellen (Fig. 142 *VH*, *Olf* *Cs*)¹⁾.

Das Mantelgebiet ist dazu berufen, in der Tierreihe die größte Rolle zu spielen, denn von einer in der Phylogenese erst ganz allmählich von niederen zu

höheren Formen fortschreitenden Entfaltung und histologischen Differenzierung seiner Rindenzone („Rindengrau“), beziehungsweise vom Auftreten gewisser, damit in engster Verbindung stehender Leitungsbahnen, hängt die niedrige oder höhere Stufe des Intellektes ab²⁾.

Dementsprechend werden wir das Telencephalon bei Säugern, und vor allem beim Menschen in höchster Ausbildung treffen; dabei ist aber zu bemerken, daß man nicht bei allen Vertebraten von jener grauen, nervösen Mantelschicht sprechen kann. Letztere kann vielmehr auf eine einfache Epithelschicht ohne Leitungsfähigkeit reduziert sein, so daß das sekundäre Vorderhirn zahlreicher Wirbeltiere (Cyclostomen, Teleostier, Ganoiden) in seinen peripheren

und dem Mesencephalon liegenden verengten Abschnitt des primitiven Hirnrohres zusammen und begreift unter Cerebrum im engeren Sinne die weiter nach vorne gelegenen Hirnteile, d. h. das Mesencephalon, Thalamencephalon (bzw. Diencephalon) und das sekundäre Vorderhirn (Telencephalon). Letzteres und die gesamte Zwischenhirngegend werden miteinander als Prosencephalon bezeichnet.

1) Welche Bedeutung jener am Telencephalon sämtlicher Wirbeltiere entstehenden unpaaren Ausstülpung, die man als Paraphysis bezeichnet, zukommt, ist unbekannt.

2) Über das eigentliche Wesen der im Rindengrau sich abspielenden Prozesse herrscht noch tiefes Dunkel. Fest steht aber, daß es sich hierbei um die Fähigkeit handelt, erstens: erlangte Eindrücke festzuhalten und zweitens dieselben mittelst reich entfalteter Assoziationsbahnen mit anderen erlangten Eindrücken zu assoziieren. Dazu kommt als drittes das Vermögen, die auf den erwähnten Wegen einmal rezipierten sensorischen Reize in Bewegungen irgendwie umzusetzen, bezw. auch das Eintreten von Bewegungen zu hemmen.

teilen eine gewisse embryonale Stufe gar nicht überschreitet, eine Tatsache, die höchst wahrscheinlich im Sinne einer regressiven Metamorphose zu deuten ist, in deren Ursache wir keinen klaren Einblick besitzen.

In allen diesen Fällen ist also nur jener basale, passenderweise wohl auch als „Hyposphärium“ bezeichnete Abschnitt ausgebildet, während der obere Teil, das „Episphärium“, rudimentär ist und überhaupt keine neuralen (leitenden) Elemente besitzt. Letztere treten in der Rinde des Selachiergehirnes zum erstenmal auf, und hier liegt wohl der Ausgangspunkt für die ganze ungeheurere Entwicklung, die jener Hirnteil nehmen kann.

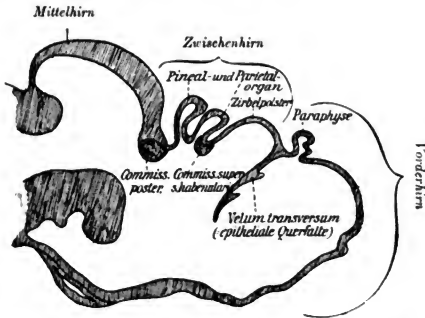


Fig. 143. Die im Laufe der Entwicklung am Vorder- und Zwischenhirndache sich abspielenden Bildungsprozesse (Ausstülpungserscheinungen).

Zwischen den beiden Hemisphären des sekundären Vorderhirns existieren gewisse Verbindungssysteme, die man als **Kommissuren**, **Balken** (**Trabs** s. **Corpus callosum**) und als **Gewölbe** (**Fornix**) bezeichnet. Von den Kommissuren, welche wesentlich Basalteile miteinander verbinden, unterscheidet man drei, nämlich eine vordere, mittlere und hintere. Von diesen gehört aber nur die C. anterior dem sekundären Vorderhirn an, die beiden anderen liegen im Bereich des Zwischen- und Mittelhirns. Trabs und Fornix spielen wesentlich beim Säugetierhirn eine Rolle.

Bei allen unterhalb der Säugetiere stehenden Vertebraten erscheint die Außenfläche der Hemisphären mehr oder weniger glatt; erst bei den Mammalia treten Furchen (*Fissura*, *Sulci*) und Windungen (*Gyri*) auf. Es handelt sich hier um eine Faltung der gesamten Mantelzone, und daraus resultiert eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung des Rindengraus, sowie eine gleichzeitige Vermehrung der Leitungsbahnen.

Das **Zwischenhirn** (primäres Vorderhirn), welches im Laufe der Phylogenie große Modifikationen erlitten, und bei dessen Stammesentwicklung das paarige Sehorgan eine hervorragende Rolle ge-

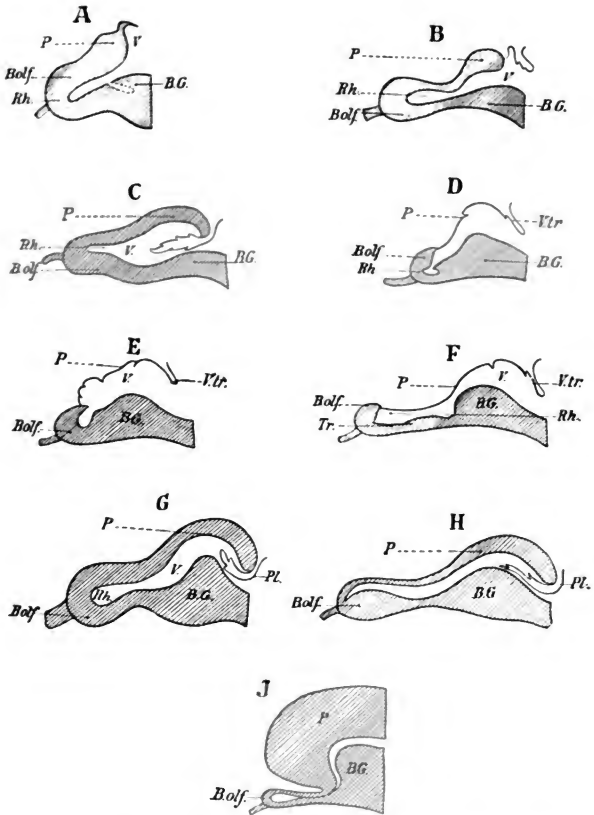


Fig. 144. Schema der phylogenetischen Entwicklung des Vorderhirns. Nach Rabl-Rückhard. A Petromyzon, B Selachier (Acanthiasembryo), C Amphibien (Menopoma), D Teleostier (Salmonidentypus), sitzende Bulbi olfactorii, E Ganoiden, F Teleostier (Cyprinoidentypus), gestielte Bulbi olfactorii, G Reptilien (Chelonier) sitzende Bulbi olf., H Desgl. (Ophidier) gestielte Bulbi olf., J Mammalia, Stirnhirn mit Riechlappen: Bolf. Bulbi olfactorii, BG Basalganglion, P Pallium, Pl Plexus chorioidei, Rh Ventriculus olfactorius (Rhinocöle), Tr Tractus olfactorii, V Ventrikel, V.tr Velum transversum (v. Kupffer).

spielt hat, erfährt seine vordere Abgrenzung durch die sogenannte *Lamina terminalis*. Aus seinem basalen Teil bildet sich das unter dem Namen des Sehhügels (*Thalamus opticus*) bekannte Basalganglion, und außerdem gehen noch folgende weitere Gebilde aus der Zwischenhirnzone hervor: aus Verdickungen am hinteren Seitenrand der dorsalen Zone die sogen. *Ganglia habenulae*, und zwischen denselben die *Commissura posterior*; ferner durch eine basalwärts-lateralwärts erfolgende paarige Ausstülpung die **primären Augenblasen**, bzw. die Netzhaut und das Pigmentepithel des Auges, sowie die Sehnerven. Endlich entsteht infolge von Ausstülpungsvorgängen am Zwischenhirn-Dache der **Pinealapparat**, und durch ebensolche am Boden der **Trichter (Infundibulum)** mit einem Teil der **Hypophysis cerebri (Hirnanhang s. Glandula pituitaria)**. Der übrige Teil der Hypophyse bildet sich aus dem Epithel der primitiven Mundbucht (*Stomodäum*).

Der Pinealapparat besteht aus der *Epiphysis cerebri* oder dem **eigentlichen Pinealorgan** (Zirbeldrüse), welches in mehr oder weniger rudimentärer Form für alle Vertebraten charakteristisch ist, und zweitens aus einer weiter nach vorne liegenden Ausstülpung, dem sogenannten **Parietalorgan**. Dieses gliedert sich entweder von der Epiphyse ab, oder es bildet sich selbständig aus dem Zwischenhirndach. Es atrophiert bei der größten Mehrzahl der Fische und Amphibien vollständig und ist bei Vögeln und Säugetieren gänzlich verschwunden. Bei Cyklostomen und Sauriern zeigt es sich, wie später genauer auszuführen sein wird, gut entwickelt und erweist sich mit Sicherheit als der Rest eines bläschenförmigen Sinnesorganes vom Charakter eines unpaaren Auges, welches vielleicht dem Sehorgan der Ascidien als homolog zu crachten ist. (Vergl. das Cyklostomen- und Saurier-Gehirn).

Auch die *Epiphysis* hat unzweifelhaft die Bedeutung eines früheren Sinnesorganes, doch läßt sich nichts Sicheres darüber behaupten. Es ist als solches nur noch bei den Cyklostomen soweit erhalten, daß man dabei ebenfalls an ein ursprüngliches Sehorgan denken könnte¹⁾.

Was die *Hypophysis cerebri* betrifft, so liegt ihre Urgeschichte durchaus noch nicht klar, doch machen es neuere Untersuchungen immer wahrscheinlicher, daß es sich, zumal bei höheren Vertebraten, bei ihrer epithelialen Partie um eine Drüse mit innerer Sekretion, d. h. um Abgabe des Sekretes an die benachbarten Blut- und Lymphkapillaren handelt. Für die hohe Bedeutung des Organes sprechen auch die Ergebnisse pathologischer und experimenteller Studien.

Die weiter nach hinten liegenden Hirnbläschen fallen in den Bereich des chordalen Schädelabschnittes; sie zeigen ein um so spinalartigeres Verhalten, je weiter sie nach hinten liegen. Abgesehen vom **sekundären Hinterhirn oder Kleinhirn**, welches sich bei höheren Typen in zwei Seitenteile (*Hemisphären*) und in einen diese verbindenden, mittleren, unpaaren Abschnitt, den sogen. Wurm, differen-

¹⁾ Ob und in welcher Art Parietalorgan und Zirbeldrüse ursprünglich in genetischen oder physiologischen Beziehungen zueinander gestanden haben, läßt sich zurzeit nicht feststellen.

ziert, unterliegen dieselben keinem so starken Umbildungsprozeß, als die zwei vordersten Hirnbläschen. Es sei deshalb nur noch darauf hingewiesen, daß aus dem **Mittelhirnbläschen** bei höheren Formen die oben schon genannte **Vierhügelregion** mit ihrer Dachpartie, der centralen grauen Substanz, sowie mit den ventral liegenden, eine direkte Fortsetzung des basalen Teiles der Medulla repräsentierenden Großhirnschenkeln (Crura cerebri) entsteht, und daß das Dach des **Nachhirns**, d. h. der **Medulla oblongata**, eine Rückbildung erleidet, während sich der Boden stark verdickt und weiter nach vorne im Bereich des sekundären Hinterhirns die sogen. **Brücke** bilden kann (Säuger). Bemerkenswert ist, daß im Bereich des Nachhirns die Ursprünge der meisten Hirnnerven liegen,

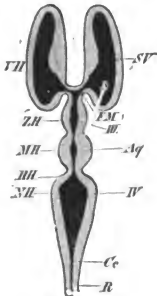


Fig. 145.



Fig. 146.

Fig. 145. Schema der Ventrikel des Wirbeltierhirnes. Cc Canalis centralis des Rückenmarks (R). HH Hinterhirn, MH Mittelhirn, welches den Verbindungskanal [Aquaeductus cerebri (Sylvii)] zwischen dem III. und IV. Ventrikel einschließt (Aq), NH Nachhirn mit dem IV. Ventrikel (IV), VH Sekundäres Vorderhirn (Großhirn-Hemisphären) mit den Seitenventrikeln (erster und zweiter Ventrikel), SV, ZH Zwischenhirn mit dem dritten Ventrikel (III). Nach vorne davon liegt bei Säugetieren das paarige Septum pellucidum, welches den sogen. fünften Ventrikel einschließt. Durch eine enge Öffnung [Foramen interventriculare (Monroi)] stehen die Seitenventrikel mit dem III. Ventrikel in Kommunikation (FM).

Fig. 146. Hirnbeuge eines Säugtiers. HH Hinterhirn, MH Mittelhirn, welches bei SB den höchstliegenden Teil des gesamten Hirnrohres, die sogen. „Scheitelbeuge“ repräsentiert. NH Nachhirn, bei NB die „Nackenbeuge“ bildend. An der vorderen Zirkumferenz des Überganges von HH in NH entsteht die „Brückenbeuge“. R Rückenmark, VH Vorderhirn, ZH Zwischenhirn mit der basalwärts liegenden Hypophyse H.

ein Umstand, der für die hohe physiologische Bedeutung jenes Hirnteiles schwer genug in die Wagschale fällt. Daher der Name „Nodus vitalis“.

Bei der weiteren Entwicklung des Gehirns spielen sich nun noch folgende wichtige Vorgänge ab.

Die Wände der Hirnbläschen verdicken sich mehr und mehr, so daß der zu den **Ventrikeln** sich umgestaltende Binnenraum eine immer größere Beschränkung erfährt.

Stets kann man ein in der Längsachse des Gehirns liegendes, unpaares, sowie ein paariges Ventrikelsystem unterscheiden. Letzteres (Fig. 145 SV) liegt in den Hemisphären des Vorderhirns, ist unter dem Namen der Seitenventrikel (Ventriculus I und II)

bekannt, steht medianwärts durch das sogen. Foramen interventriculare (Monroi) mit dem unpaaren Ventrikelsystem (Ventriculus III) und nach vorne basalwärts mit dem Ventriculus lobi olfactorii in Verbindung. (Letzteres wenigstens während der Ontogenese.)

Das unpaare, aus dem III. und IV. Ventrikel, sowie aus dem Aquädukt bestehende System setzt sich in embryonaler Zeit in den Tractus opticus mit der primären Sehblase (Ventriculus opticus) und zeit lebens in das Infundibulum fort. Der Aquädukt verbindet den III. mit dem IV. Ventrikel (Fig. 145).

Im engsten Anschluß an die Entstehung des Balkens und des Gewölbes tritt bei Säugetieren noch der sogenannte V. Ventrikel hinzu. Dieser ist mit den übrigen Ventrikeln morphologisch nicht gleichwertig, insofern er nur einen Spaltraum zwischen den medialen verdünnten Hemisphärenwänden darstellt, welche man an der betreffenden Stelle als Septum pellucidum bezeichnet.

Lagen, wie bereits bemerkt, in frühen Embryonalstadien alle fünf Hirnbläschen in einer Horizontalen, so tritt im Lauf der Entwicklung die sogen. **Hirnbeuge** auf, d. h. die Bläschen beschreiben mit ihrer Achse einen ventralwärts offenen Bogen, so daß das Mittelhirn in einer gewissen Periode die höchste Kuppe desselben darstellt (Fig. 146). Man nennt dies die Scheitelbeuge (*SB*) und stellt ihr zwei weitere, namentlich bei Säugern deutliche Beugestellen als Brücken- und Nackenbeuge gegenüber (*BB*, *NB*). Dabei spielt sowohl das Schädelwachstum als auch die rasch zunehmende Längenausdehnung des Gehirns eine große Rolle. Es handelt sich teils um eine Art von Umkippen des Hirnrohres, teils wird dasselbe von hinten und vorne her zusammengeschoben und mannigfach gekrümmt.

Während nun diese Krümmungen bei Fischen und Amphibien später wieder so gut wie ganz ausgeglichen werden, persistieren sie mehr oder weniger stark bei höheren Typen, wie vor allem bei den Säugern. Hier werden die ursprünglichen Verhältnisse namentlich auch dadurch noch kompliziert, daß die Hemisphären des sekundären Vorderhirns, eine gewaltige Ausdehnung gewinnend, nach hinten wachsen und so sämtliche übrigen Hirnteile allmählich überlagern. Dieser Zustand wird am vollkommensten beim Menschen erreicht. Infolgedessen wird aus der ursprünglichen Hintereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte eine derartige Übereinanderlagerung, daß das Zwischenhirn, das Mittel-, Hinter- und Nachhirn basalwärts von den Großhirnhemisphären zu liegen kommt.

Fische.

Amphioxus.

In der, zahlreichen individuellen Formschwankungen unterliegenden Auftreibung des vorderen Rückenmarkendes findet sich eine Erweiterung des Zentralkanales, und diese ist einem Ventrikel gleich zu erachten. Dorsalwärts öffnet sich der Ventrikelraum frei gegen das umgebende Medium, und jene Öffnung entspricht einem Neuroporus, d. h. dem Umbildungsprodukt einer letzten Verbindung des Hirnes mit der Oberhaut. Welchen Abschnitten des Gehirnes der

Cranioten das Amphioxushirn entspricht, und inwieweit es sich dabei vielleicht bereits um Rückbildungen handelt, läßt sich nicht mit Sicherheit bestimmen, da eine Abgrenzung des Gehirnes vom Rückenmark, in welches sich der Ventrikelraum als *Canalis centralis* fortsetzt, auf Schwierigkeiten stößt. Dasselbe gilt für die cerebralen und spinalen Nerven, beziehungsweise für den ganzen Kopfbezirk.

Cyklostomen.

Die **Cyklostomen** sind durch eine sehr niedere, in mancher Beziehung auf rein embryonalem Typus stehende bleibende Entwicke-

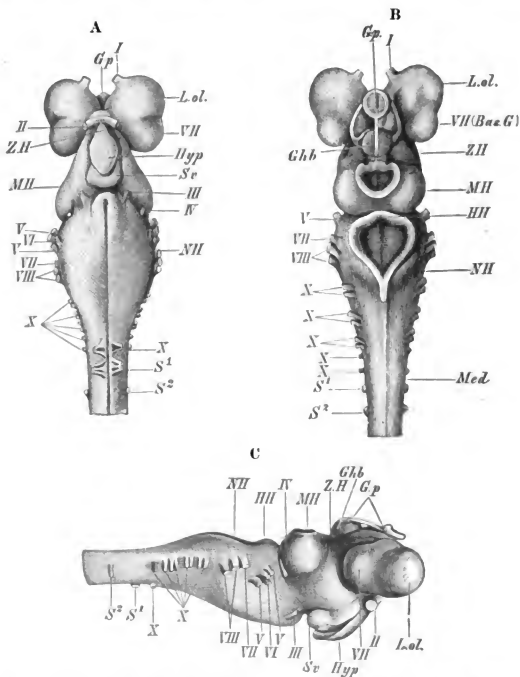


Fig. 147. Gehirn von *Ammocetes*. Das Pallium ist weggelassen. A ventrale, B dorsale, C Profilsicht. *Ghb* Ganglia habenulæ, *Gp* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *I*—*X* erster bis zehnter Hirnnerv, *L.ol.* Lobus olfactorius, *MH* Mittelhirn, *Med* Medulla, *NH* Nachhirn, *S¹*, *S²* erster und zweiter Spinalnerv, *Sc* Saccus vasculosus, *VII* Basalganglion des Telencephalon (*Bas. G.*), *ZH* Zwischenhirn.

lungstufe des Gehirns charakterisiert, und letzteres zeigt unter allen Wirbeltieren in seinem Dachbezirk die unvollkommenste Verbindung beider Hälften durch nervöse Elemente. Das Dach wird, wie man am besten auf Sagittalschnitten sieht, hauptsächlich durch Gefäße und Membranen, bezw. durch Plexus chorioidei gebildet. Die einzigen schmalen Brücken aus nervöser Substanz sind das primitive Hinterhirn, die hintere Portion des Mittelhirns, die hintere Kommissur und das Ganglion habenulae der rechten Seite. Sehr primitive Verhältnisse besitzt namentlich das schlanke, langgestreckte Gehirn von *Ammocoetes* (Fig. 147). Die einzelnen Hirnpartien liegen hier, wie dies auch für *Petromyzon* gilt, in fast rein horizontaler Richtung hintereinander, und es ist sehr bemerkenswert, daß der in der Einleitung als Mantelteil oder Pallium bezeichnete Abschnitt des sekundären Vorderhirnes zum großen Teil nur aus einer zusammenhängenden, einschichtigen Lage von Epithelzellen besteht, die an ihrer Dorsalfäche von der Pia mater überzogen wird. Nur lateralwärts existiert jederseits ein richtiges nervöses Mantelgebiet, welches sich vom Stammganglion (*Corpus striatum*) aus dorsal erstreckt¹⁾.

Von auffallender Länge ist das Hinterhirn und das Nachhirn, wogegen die einzelnen Hirnabschnitte, zumal das Mittelhirn, von *Petromyzon* mehr in die Breite entwickelt sind. Das Hinterhirn, welches die einfachste Gestaltung unter allen Wirbeltieren besitzt, ist nur durch eine kleine Querfalte, welche von vorne her den Eingang zum IV. Ventrikel etwas überragt, dargestellt. Wie der Mantelteil des Telencephalon, so ist auch das Dach des Mittelhirnes zum größten Teil epithelialer Natur und wie dasjenige des III. und IV. Ventrikels von einem Plexus chorioideus überzogen²⁾.

Selachier.

Wie das Gehirn der Cyklostomen, so stellt auch dasjenige der Selachier einen besonderen, in mancher Beziehung in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus von eigentümlicher Ausgestaltung dar; allein es kommt hier zu einer viel reicheren Differenzierung der einzelnen Hirnregionen, als wir sie dort beobachtet haben. Nach der äußeren Form kann man zwei große Gruppen von Selachiergehirnen aufstellen. Die eine, welche durch die *Spinaces*, *Scymni* und *Notidani* dargestellt wird, zeichnet sich durch ein sehr schlankes, in die Länge gestrecktes, der übrige Teil der Selachier dagegen durch ein gedrungeneres, in seinen einzelnen Teilen mehr zusammengeschobenes Gehirn aus. Fast bei allen Haien prävaliert das Vorderhirn durch bedeutende Größe über alle übrigen Hirnabschnitte. Es besteht fast in seiner ganzen Ausdehnung, also auch im Mantel-

1) Am Pincalapparat von *Petromyzon* unterscheidet man zwei bläschenartige Gebilde, ein größeres dorsales und ein kleineres ventrales. Ersteres entspricht der eigentlichen Epiphyse, letzteres dem Parietalorgan. Beide Bläschen zeigen viele Ähnlichkeit miteinander, jedoch bedürfen die genetischen und histologischen Verhältnisse noch einer genaueren Untersuchung.

2) Das Gehirn der Myxinoideen zeigt mancher Eigentümlichkeiten, welche auf eine niedrigere Entwicklungsstufe hinweisen, als sie das *Petromyzontengehirn* besitzt. Die einzelnen Abschnitte sind mehr in die Breite entwickelt und erscheinen gleichsam mehr zusammengeschoben. Über ihre morphologische Bedeutung herrscht noch große Unsicherheit.

teil, aus nervöser Substanz, und sein paariger, dem sekundären Vorderhirn aller Vertebraten zugrunde liegender Charakter ist bald deutlich (Notidaniden), bald nur sehr undeutlich ausgesprochen.

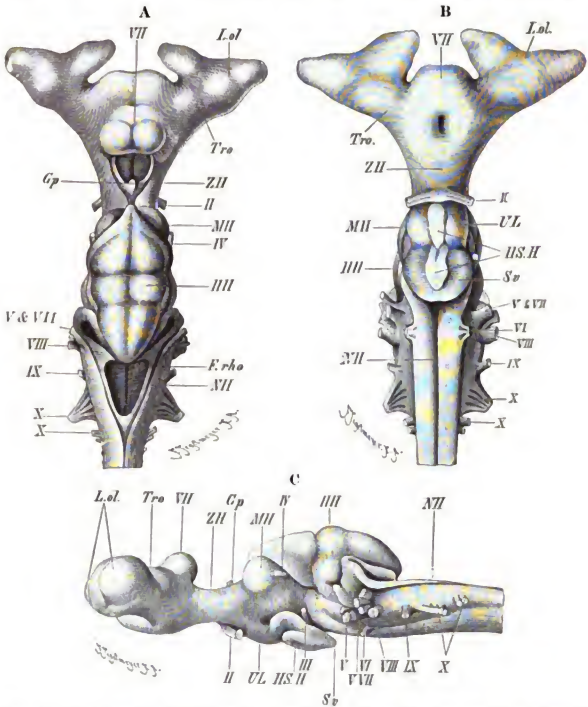


Fig. 148. Gehirn von *Scyllium canicula*. A dorsale, B ventrale, C Profilsansicht. *F.rho* Fossa rhomboidalis, *Gp* Glandula pinealis, abgeschnitten, *HS.H* Hypophyse, *I—X* erster bis zehnter Hirnnerv, *L.ol* Lobus olfactorius, *MI* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *Sv* Saccus vasculosus, *Tro* Sehr kurzer Traktus olfactorius, *UL* Unterlappen, *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn. Der Schlitz des Zwischenhirns und der Fossa rhomboidalis ist von Epithel, resp. von Plexus chorioidei bedeckt zu denken. Die ventralen Vaguswurzeln sind auf der Fig. B nicht eingezeichnet.

Allein auch im letztgenannten Fall sind im Innern noch Spuren des bilateralen Ventrikelsystems zu konstatieren. Zu einer eigentlichen Trennung des Mantels in zwei Hemisphären kommt es bei Selachiern nur ausnahmsweise, wie z. B. bei *Scyllium*.

Bemerkenswert sind die mächtigen, in ihrer Länge und Form übrigens großen Schwankungen unterliegenden Riechlappen, welche entweder als vordere oder als seitliche Ausbuchtungen des Vorderhirnes entstehen, und in welche sich der Ventrikel direkt fortsetzt. Die weitere Entwicklung kann eine doppelte sein: entweder bleibt der Lobus dem Gehirn ab origine dicht aufgelagert, oder aber er wird, mit seinem Vorderende der Riechkapsel innig sich anschmiegend, durch letztere weit mitausgezogen.

Das zwischen Vorder- und Mittelhirn wie eine schmale Kommissur eingekeilte und dorsal von einem wechselnd starken Plexus chorioideus überdeckte Zwischenhirn wächst an seinem Dach zu einer kamin- oder röhrenartigen Epiphyse aus, die eine solche Länge erreichen kann, daß sie das Vorderende des Gehirnes noch um eine große Strecke überragt. Mit seinem Vorderende kann der Zirkelschlauch bis in die Schädeldecke hineindringen, oder es liegt das Vorderende in oder sogar außerhalb der Präfrontallücke im subkutanen Gewebe. Ein Parietalorgan ist nicht entwickelt.

Am Boden des Zwischenhirns liegen ein Paar kleiner, lappiger Anhänge (*Lobi inferiores*) und ein aus der Wand des Infundibulum sich differenzierender, epithelialer Sack (*Saccus vasculosus* s. *Infundibulardrüse*). Letzterer steht mit dem Infundibulum in offener Verbindung und ergießt sein Sekret in den Ventrikelraum. Die Infundibulardrüse ist allseitig von einem kavernösen Blutsinus umspült, und dicht dabei liegt die Hypophyse (vergl. Fig. 148). Die Basis des Zwischenhirns bilden die *Pedunculi cerebri*.

Das Mittelhirn überdeckt nach vorne hin, sowohl basal- als dorsalwärts, einen großen Teil des Zwischenhirnes und drängt sich auch in letzteres von hinten her herein, so daß der dritte Ventrikel dadurch sehr verengt wird. Die Oberfläche ist in zwei Höckern hervorgetrieben.

Das Hinterhirn stellt bei allen Selachiern einen sehr mächtigen Hirnteil dar, der in mehrere hintereinander liegende Blätter oder Lappen zerfallen und das Nachhirn mehr oder weniger weit überlagern kann. Letzteres ist bei Haien, zumal bei den Notidaniden und bei *Scyrnus*, ein langgestreckter, zylindrischer Körper, während es bei Rochen mehr zusammengezogen und dreieckig erscheint¹⁾.

Ganoiden.

Bei den Ganoiden ist das Gehirnrohr, ähnlich (wenn auch nicht mehr so stark) wie bei Selachiern, am vorderen Abschnitt des Mittelhirns ventralwärts gekrümmt und geht basalwärts in die Wand des Infundibulum über.

¹⁾ An den Seitenpartien des Bodengraues der Rautengrube (IV. Ventrikel) findet sich eine Anzahl höckeriger, den Ursprüngen von Nerven (*Vagusgebiet*) entsprechender Vortreibungen. An eben dieser Stelle liegen beim Zitterrochen die, eine Menge riesiger Ganglienzellen einschließenden, früher schon erwähnten, mächtigen *Lobi electrici*. (Über weitere Details vergleiche die Fig. 148 A, B, C.)

Im Hirnmantel sind regressive Veränderungen vor sich gegangen, so daß er, wie früher schon bemerkt, nur durch epitheliale Gebilde und membranöse Hüllmassen aufgebaut wird. Nach vorne sind die Riechlappen enge angelagert.

Das Zwischenhirn, welches in die Tiefe versenkt erscheint, entwickelt einen kräftigen Zirbelschlauch, dessen distales Ende in eine grubige Vertiefung der Schädeldecke eingelassen ist. Die Hypophyse¹⁾, die Lobi inferiores und der Saccus vasculosus sind sehr voluminös.

Das Mittelhirn ist an seinem Gewölbe bei Acipenser nicht so deutlich, wie bei Knochenfischen, in zwei Lappen geteilt, und seine Basis liegt in der direkten Achsenverlängerung der Medulla oblongata.

Was endlich das Hinterhirn betrifft, so springt es, ganz wie bei Teleostiern, unter der Form einer „Valvula cerebelli“ weit in den Ventrikel des Mittelhirns herein. Seitlich ragt es höckerartig vor.

Das Gehirn von Amia leitet zu demjenigen der Teleostier hinüber²⁾).

Teleostier.

Wie bei anderen Fischordnungen, so ist auch bei Teleostiern das gesamte Hirn durch eine Schicht fettigen und lymphadenoiden Gewebes von der Schädelwand getrennt, so daß es also das Cavum cranii lange nicht ausfüllt.

Obgleich auch das Gehirn der Selachier schon einen vielgestaltigen Charakter aufweist, so ist doch der unter den verschiedenen Teleostiergruppen uns entgegentretende Formenreichtum des Gehirns noch ungleich grösser, ja weitaus am größten unter allen Wirbeltieren. Es liegt somit auf der Hand, daß hier nicht alle Einzelheiten aufgezählt werden können, sondern summarisch verfahren werden muß. Vor allem wird es darauf ankommen, die Hauptdifferenzen dem Selachiergehirn gegenüber hervorzuheben, und diese bestehen in erster Linie darin, daß das Teleostiergehirn durchweg kleinere Dimensionen besitzt.

Auch bei Teleostiern handelt es sich wieder um ein epitheliales Pallium, welches aber keine mediale Einstülpung erfährt. Gleichwohl kann man von Seitenventrikeln reden, die allerdings ihrer geringen Ausdehnung wegen bei der Untersuchung leicht übersehen werden. Basalwärts liegen, wie bei Ganoiden, mächtige Nervenmassen, welche dem Corpus striatum der höheren Wirbeltiere entsprechen. Aus jenen basalen Vorderhirnteilen, die durch eine Kommissur (Commissura interlobularis s. an-

¹⁾ Bei allen Ganoiden zeigt der Saccus vasculosus („Infundibular-Drüse“) einen deutlich drüsigen Bau. Es handelt sich um zahlreiche, dicht verfilzte, epitheliale Schläuche, welche sich an verschiedenen Stellen in's Infundibulum hinein öffnen, und welche hier, wie bei Selachiern u. a., offenbar mit der Abscheidung der Ventrikelflüssigkeit betraut sind. Von großem Interesse ist ferner der Umstand, daß bei Polypterus und Calamoichthys auch noch in post-embryonaler Zeit ein mit der Mundhöhle in offener Verbindung stehender hohler Gang persistiert.

²⁾ Das Polypterushirn erfordert eine neue Bearbeitung.

terior) untereinander verbunden werden, entspringen markhaltige Faserzüge (*Pedunculi cerebri*), welche durch das Zwischenhirn und Mittelhirn spinalwärts ziehen.

Lobi olfactorii sind allgemein vorhanden; sie bleiben ent-

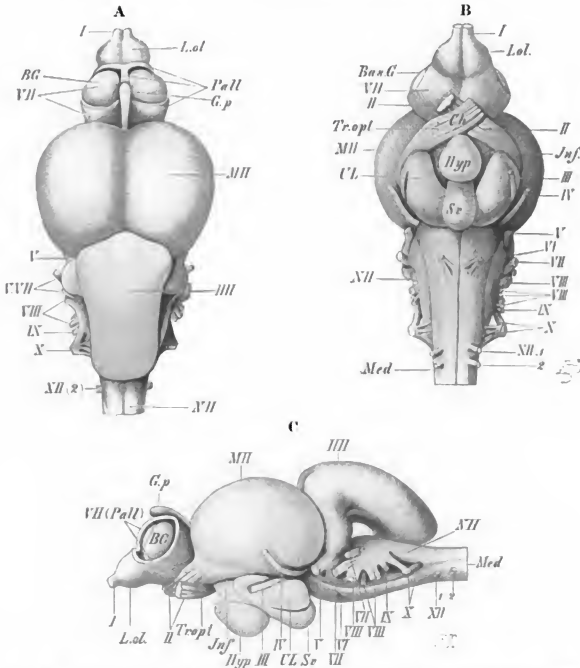


Fig. 149. Gehirn von *Salmo fario*. A dorsale, B ventrale, C Profilsicht. BG und Bas.G Basalganglion desselben, Ch Chiasma, G.p Glandula pinealis, HH Hinterhirn, Hyp Hypophyse, Inf Infundibulum, I—IX erster bis elfter Hirnnerv. Der zwölfte Nerv wird durch den ersten Spinalnerven (XII,1) dargestellt, 2 zweiter Spinalnerv, L.ol Lobus olfactorius, MH Mittelhirn, Med Medulla, NH Nachhirn, Pall Mantel des Telencephalon, Sc Saccus vasculosus, Tr.opt Tractus opticus, UL Unterlappen, VH Vorderhirn.

weder dem Gehirn dicht angelagert oder differenzieren sich in der bei den Selachiern geschilderten Weise.

Das Zwischenhirn erscheint auch hier (vergl. die Ganoiden) zwischen Vorder- und Mittelhirn in der Regel in die Tiefe gerückt, und letzteres ist durchweg stattlich entwickelt (Fig. 149, MH). Ein

Epiphysenschlauch ist deutlich ausgeprägt, ragt aber in der Regel nicht in die Schädeldecken hinein. Das nach vorne davon sich anlegende Parietalorgan aber bildet sich in der Regel schon während der Ontogenese wieder zurück. Nur in seltenen Fällen persistieren die Epiphyse und das Parietalorgan zeitlebens.

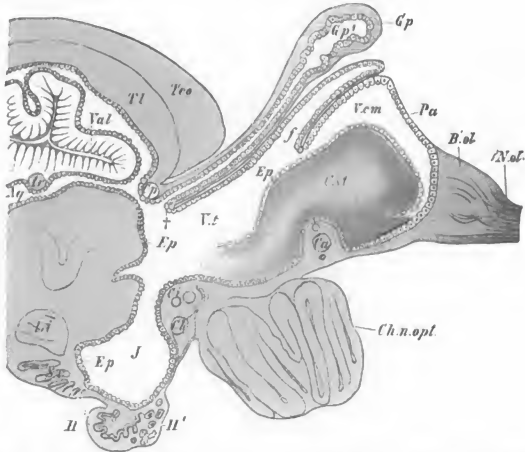


Fig. 150. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte des Teleostiergehirns mit Zugrundelegung einer Abbildung von Rabl-Rückhard, das Gehirn der Bachforelle darstellend. *Aq* Aqueductus Sylvii, *Bol*, *Nof* Bulbus und Nervus olfactorius, *Ca* Commissura anterior, *Ch.n.opt* Chiasma nerv. opticorum, *Ch* Commissura horizontalis (Fritsch), *Ci* Commissura inferior (Gudden), *Cp* Commissura posterior, *Cst* Corpus striatum, welches man sich seitlich von der Medianebene, in welcher sonst das ganze übrige Gehirn dargestellt ist, liegend zu denken hat, *Gp* Glandula pinealis mit einer Höhle *Gp'* im Innern, *HIP* Hypophyse, *J* Infundibulum, *Li* Lobi inferiores, *Sv* Saccus vasculosus, *Tco* Tectum loborum opticorum, *Tl* Torus longitudinalis, *tr* N. trochlearis, *Val* Valvula cerebelli, *Vcm* Ventriculus communis des sekundären Vorderhirns, *Vt* Ventriculus tertius. Bei $\dagger$ geht die vordere Wand des Zirbelschlauchs, welcher so gut wie die ganze Innenfläche der Hirnventrikel von dem Ependym (*Ep*, *Ep*) ausgekleidet wird, in die epitheliale Decke des sekundären Vorderhirns *Pa* (Pallium) über; zuvor aber bildet sich eine vor der Epiphysenausstülpung gelegene, zweite Ausstülpung, welche einem rudimentären Parietalorgan entspricht (bei β).

Die Lobi inferiores, der in das Infundibulum mündende Saccus vasculosus und die Hypophyse spielen in der Reihe der Teleostier eine hervorragende Rolle, unterliegen aber großen Form- und Größeschwankungen.

Das sehr voluminöse Mittelhirn entspricht im histologischen Bau seines dorsalen Abschnittes dem vorderen Vierhügelpaare der höheren Vertebraten. Funktionell aber deckt es sich nicht nur mit letzterem, sondern bildet auch in physiologischer Beziehung einen

Ersatz der bei Teleostiern, wie oben erwähnt, fehlenden Großhirnhemisphären (Seh-Akt).

Das in die Höhle des Mittelhirnes (*Valvula cerebelli*) sich einschiebbende Hinterhirn zeigt vielfache Variationen, im allgemeinen aber stellt es einen mächtig entwickelten und komplizierten Hirnteil dar, welcher auch seiner feineren Struktur nach einen Vergleich mit dem Cerebellum der höheren Wirbeltiere erlaubt.

Alles in allem erwogen, macht das Teleostiergehirn in seinem ganzen Aufbau den Eindruck einer in sich abgeschlossenen Bildung; es erscheint als letzter Ausläufer einer langen Reihe von Entwicklungsformen, deren Ausgangspunkt bis jetzt nicht genau zu bestimmen ist. Weder an das Cyklostomen- noch an das Selachier-Gehirn direkt sich anschließend, hat es — das läßt sich mit Sicherheit behaupten — ganoidenartige Zwischenstufen durchlaufen. Daß aber beim **Ganoidenhirn** selbst bereits reduzierte Verhältnisse vorliegen, wurde früher schon erörtert.

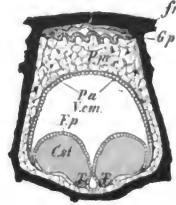


Fig. 151. Querschnitt durch das Teleostiergehirn. *Ep* Ependym, *fr* Os frontale, unter welchem der Zirkelschlauch *Gp* im Querschnitt sichtbar ist, *Pa* das aus einer einfachen Epithellage gebildete von der Pia mater überzogene Pallium, d. h. die Decke des sekundären Vorderhirns oder der Hemisphären, *Pn* darüber der sehr weite Subdural-Raum, *TT* Tractus olfactorii basalwärts von den Corpora striata (*C.st*), *V.cm* Ventriculus communis.

Dipnoër.

Das Gehirn der Dipnoër nimmt in der Reihe der Anamnier in vielfacher Hinsicht eine Sonderstellung ein, und wenn auch Beziehungen zum Selachier- und Ganoidenhirn existieren, so liegt doch seine Stammesgeschichte noch keineswegs klar.

Das stattliche Telencephalon besitzt eine nervöse Mantelpartie. Es zerfällt bei *Protopterus* und *Lepidosiren* durch eine dorsalwärts tief einschneidende Falte in zwei Seitenhälften. Bei *Ceratodus* dagegen bleiben die Hemisphären durch einen die Medianfissur überbrückenden Streifen des Plexus chorioideus miteinander verbunden, besitzen aber dafür eine ventrale Medianspalte. Die gewaltigen Riechlappen schieben sich bei *Ceratodus* kappenartig über die ganze Dorsalfäche der Hemisphären herüber, während sie letzteren bei *Protopterus* und bei *Lepidosiren* nur von vorne angeschlossen sind.

Eigenartige und durch die Plexus chorioidei sich noch weiter komplizierende Verhältnisse zeigt das Zwischenhirn mit dem Pinealapparat, welcher mit einem Endbläschen das knorpelige Schädeldach durchbohrt (*Protopterus*) oder auf den Schädelraum beschränkt bleibt (*Ceratodus*). Das bei *Protopterus* und *Lepidosiren* unpaare Mittelhirn zerfällt bei *Ceratodus* in zwei Halbkugeln („*Lobi optici*“), und das einfach gestaltete unpaare Hinterhirn ragt ventral-

wärts wulstig in den Ventrikelraum hinein (vergl. die *Valvula cerebelli* der Knochenfische).

Im Bereiche des Nachhirns zeigen die Adergeflechte eine sehr komplizierte Struktur, woran sich blatt- und kammartige Bildungen unterscheiden lassen.

Charakteristisch für *Ceratodus* ist, daß das Gehirn die Schädelhöhle nur im Gebiete des Telencephalon annähernd ausfüllt, während alle weiter kaudalwärts liegenden Abschnitte von der Wandung weit abliegen. Diese großen Wachstumsdifferenzen zwischen Hülle und Inhalt konnten natürlich auf die Konfiguration des Gehirns nicht ohne Einfluß bleiben und mußten zu Verschiebungen führen (vergl. das oben über die Riechlappen Mitgeteilte).

Amphibien.

Das Telencephalon der Amphibien unterscheidet sich von dem der Dipnoer durch eine höhere Ausbildung des Mantels, an welchem man übrigens, ganz wie bei Dipnoern, eine äußere faserige und eine innere zellreiche Schicht („Centrales Grau“) unterscheiden kann. Das Basalganglion (*Corpus striatum*) tritt hier aber noch mehr zurück, indem es nur eine mehr oder weniger stark einragende Verdickung der Hemisphärenwand in das Ventrikellumen darstellt. Ein zur Riechsphäre in wichtiger Beziehung stehender, schon bei Dipnoern auftretender *Lobus hippocampi* ist nicht deutlich entwickelt, obgleich Vortreibungen des Centralgraus offenbar dem Ammonshorn höherer Vertebraten entsprechen. Das Amphibiengehirn vermittelt — ich betone dies ausdrücklich — nicht etwa den direkten Übergang zu demjenigen der Reptilien, sondern ist eine ganz abseits von diesem liegende Bildung. Ist das sekundäre Vorderhirn schon anders gebaut als dasjenige niedriger stehender Vertebraten, so überrascht vollends die durchsichtige Einfachheit des Zwischen- und Mittelhirns denjenigen, der vorher die komplizierten Verhältnisse kennen gelernt hat, welche bei den Fischen an dieser Stelle bestehen.

Das Amphibiengehirn ist neben dem der *Psittomyzonten* das einfachste Gehirn, welches in der Vertebraten-Reihe vorkommt.

Das Urodelengehirn steht noch etwas tiefer als das der Anuren. Die einzelnen Abschnitte, wie namentlich die Hemisphären, sind bei Urodelen noch schlanker und mehr auseinandergerückt, und infolgedessen liegt das Zwischenhirn freier zutage.

Die Hemisphären sind durch die Mantelspalte bis nach hinten zur medianen Schlußplatte (*Lamina terminalis*), welche die *Commissura anterior* und die darüber liegende Balkenanlage enthält, voneinander getrennt. Bei Anuren sind sie in ihrem vorderen Abschnitt, dicht hinter den *Lobi olfactorii*, medianwärts miteinander auf eine kurze Strecke verwachsen. Die *Lobi olfactorii* sind stets zu unterscheiden, wenn sie auch nicht immer sehr deutlich von den Hemisphären abgesetzt sind.

Das Zwischen- und Mittelhirn („*Lobi optici*“) sind bei Anuren viel breiter als bei Urodelen, ja bei Anuren stellt das Mittel-

hirn überhaupt den breitesten Hirnabschnitt dar. Im Innern liegt der *Aquaeductus cerebri*.

Das *Infundibulum* ist überall gut entwickelt, und dasselbe gilt für die *Hypophyse*. Der sogen. *Processus infundibuli* entspricht

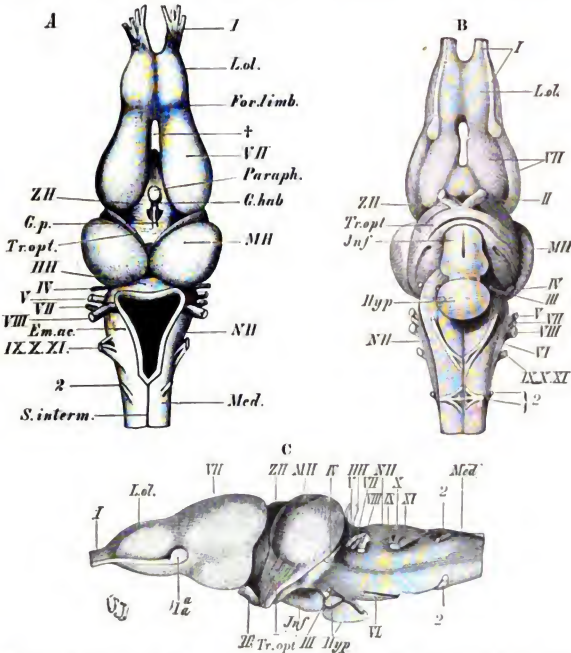


Fig. 152. Gehirn von *Rana esculenta*. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *Em. ac.* Eminentia acustica, *For. limb.* Fovea limbica, *G. hab.* Ganglion habenulae, *G. p.* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *I—XI* erster bis elfter Hirnnerv, *Lol.* Lobus olfactorius, *Med* Medulla spinalis, *MH* Mittelhirn („Lobi optici“), *NH* Nachhirn, *Paraph.* Paraphyse, *S. interm.* Sulcus intermedius medullae spinalis, *Tr. opt.* Tractus opticus, *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, 2 zweiter Spinalnerv, der zum großen Teil den Hypoglossus bildet, + klaffende Lücke zwischen beiden Hemisphären.

dem *Saccus vasculosus* (Infundibulardrüse) der Fische. Zu diesem infundibularen, bei Amphibien bereits in Rückbildung begriffenen Abschnitt des Hirnanhanges tritt auch noch ein solcher vom Ektoderm (aus der Rathke'schen Tasche) und vom Endoderm (präoraler Darm, Scessel'sche Tasche).

Die Epiphysis der Urodelen überschreitet den Schädelraum nicht, bei Anuren aber ist dies der Fall. Nach der Larvenperiode tritt eine teilweise Rückbildung, bzw. eine Abschnürung des Organes ein, allein mehr oder weniger deutliche Spuren eines mit dem Zwischenhirndach in Verbindung stehenden und die Scheitelnäht durchsetzenden Nerven, bzw. des extrakraniellen, verdickten Endabschnittes des Corpus pineale („Stirnorgan“) sind in der Kopfhaut zeitlebens nachweisbar. Ob ein Parietalorgan den Amphibien zukommt, erscheint noch nicht sicher ausgemacht und weitere Nachrichten hierüber sind abzuwarten¹⁾.

Das Hinterhirn erscheint bei Anuren und Urodelen, bei welch letzteren es einen noch sehr primitiven Eindruck macht, nur unter der Form einer zarten Querlamelle mit mäßiger Auftreibung der mittleren Partie²⁾.

Reptilien.

Während beim Amphibien- und Dipnoër-Gehirn in der äußeren Schicht der Hirnrinde nur sehr wenig zahlreiche zellige Elemente existieren, und die größeren Zellmassen als „Höhlengrau“, oder „Centrales Grau“ die Hirnventrikel begrenzen, begegnen wir bei Reptilien zum erstenmal einer peripheren Verlagerung und diese führt zur Bildung eines „Rindengraus“, d. h. einer aus spezifischen Zellen sich aufbauenden Hirnrinde (Cortex cerebri). An diese sind von hier ab durch die ganze Reihe der höheren Vertebraten hindurch die höheren psychischen Funktionen im wesentlichen gebunden. Wie es scheint, war, worauf ich schon früher aufmerksam gemacht habe, die phylogenetisch älteste Rindentätigkeit an die Riechwahrnehmungen geknüpft. Während also die Olfactoriusbahnen bei den Fischen z. B. noch im Hyposphærium, d. h. im Stammgebiete (Corpus striatum) endigen, geht die Riechstrahlung von den Reptilien an zum großen Teile zu einem gewissen Bezirke des Pallium: es bildet sich eine „Riechrinde“, und an diese lagern sich in der Vertebraten-Reihe noch andere Centra an.

Das Commissuren-System des Pallium cerebri ist, ähnlich wie bei Amphibien, noch schwach entfaltet, doch treten neben einer Balkenanlage auch schon Spuren eines Gewölbes (Commissura fornix) auf.

¹⁾ Wenn man in Betracht zieht, daß bei paläozoischen Stegoccephalen, sowie auch bei zahlreichen anderen fossilen Amphibien und Reptilien ein gut ausgeprägtes Parietalloch vorhanden ist, welches bei *Anthracosaurus raniceps* nicht einmal von beschuppter Haut überzogen war, sondern ebenso wie die Orbita offen lag, so liegt der Gedanke nahe, daß es sich bei diesen alten Amphibien- und Reptilien-Formen noch um ein wohl ausgebildetes Pinealorgan gehandelt haben muß.

²⁾ Das Gehirn der Gymnophionen zeigt mächtigere, mit gewaltigerem Lobus olfactorius versehene Hemisphären, als dasjenige aller übrigen Amphibien. Im Innern liegt ein sehr großes, von einem Plexus chorioideus überlagertes Basalganglion. Die weiter nach hinten folgenden Hirnpartien werden zum großen Teil von den Hemisphären überlagert und erscheinen wie zusammengedrängt oder gestaut. Sie erinnern dadurch aufs lebhafteste an das Verhalten des Gehirns von Amphiumalarven, Trichter und Hypophyse ragen weit rückwärts, und letztere erstreckt sich bis an die Ventralseite des Nachhirns. Über den Pineal-Apparat müssen weitere Untersuchungen angestellt werden.

Kurz, von den Reptilien an macht sich eine wesentlich höhere Stufe der Hirnorganisation bemerklich, und dies spricht sich nicht nur in der Mikrostruktur der Hemisphären aus, sondern auch in zahlreichen anderen Punkten, wie z. B. in der viel deutlicheren Aus-

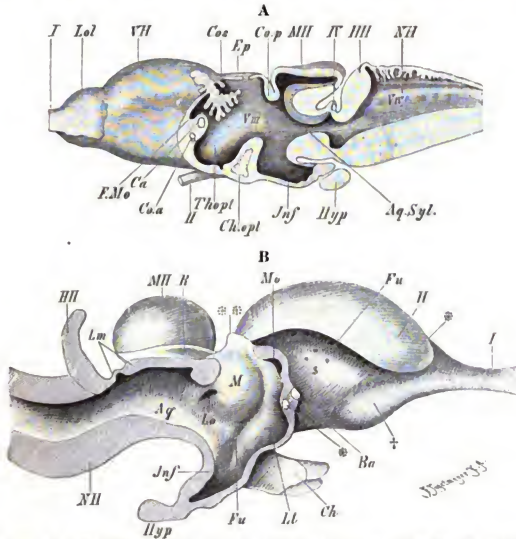


Fig. 153. A Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Rana*. B Derselbe Schnitt durch das Gehirn von *Hatteria punctata*. (A nach H. F. Osborn.) Ansicht der Ventrikelhöhlen. *Aq.* und *Aq.Syl.* Aquaeductus cerebri (Sylvii), *Ba.* *Ca* Commissura pallii anterior, darüber ist das Foramen interventriculare (Mourei) [*F.Mo* und *Mo*], dorswärts liegt im Frosegehirn der lappige (weiß gehaltene) Plexus chorioidens, *Ch.opt* und *Ch* Chiasma nervorum opticum, *Co.a* Commissura anterior (Stammcommissur); dieselbe ist bei *Hatteria* durch ein * dargestellt, *Co.s* Commissura superior, *Co.p* Commissura posterior, *Ep*, ** abgeschnittene Epiphyse, *H* Hemisphäre des Vorderhirns von *Hatteria*, welche medianwärts eine von zahlreichen Gefäßlöchern (*) durchbohrte Furche (*Fu*) besitzt; dieselbe grenzt bei * das Vorderhirn gegen den Tractus olfactorius ab, *Hyp* Hypophyse, *I*, *II*, *IV* Ursprünge des N. olfactorius, opticus und trochlearis, *Inf* Infundibulum, *Lt* Lamina terminalis, *Lol* Lobus olfactorius, *Th opt*, *M* Thalamus opticus, *VH*, *MH*, *HH*, *NH* Vorder-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn, *VIII*, *VIV* dritter und vierter Ventrikel, † Hauptwurzel des Tractus olfactorius von *Hatteria*. An der lateralen Wand des dritten Ventrikels von *Hatteria* liegt eine Öffnung (*Lo*) und eine Furche (*Fu*).

prägung eines Lobus hippocampi, bzw. der Ammonsformation (Krokodile, Schildkröten).

Die einzelnen Partien türmen sich, entsprechend dem tropibasischen Schädeltypus (vergl. das Kopfskelett), mehr übereinander als bei den Amphibien.

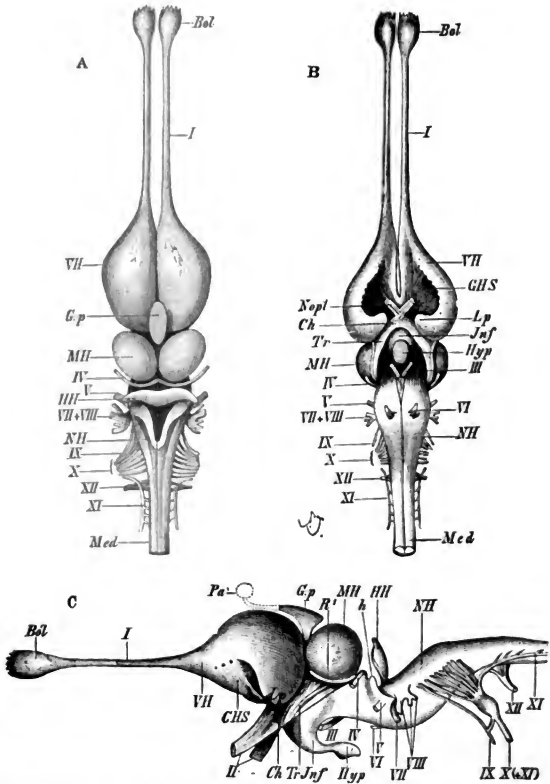


Fig. 154. Gehirn von *Hatteria punctata*. A dorsale, B ventrale, C Profilsansicht. *Bol* Bulbus olfactorius, *Ch* Chiasma des N. opticus, *GHS* Großhirnschenkel (Pedunculi cerebri), *G.p* Glandula pinealis bei *Pa* (in der Profilsansicht) mit dem Parietalalange endigend; auf der dorsalen Ansicht ist die Lage der Glandula pinealis nur schematisch durch Schraffierung angedeutet, *III* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *h* kleiner Höcker vor dem Hinterhirn, *I*–*XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Jnf* Infundibulum, *Lp* lappenartiger Vorsprung des Großhirns (Andeutung eines Lobus hippocampi), *MH* Mittelhirn, *Med* Medulla, *NH* Nachhirn, *N.opt* N. opticus, *R'* ringartige Leiste an der Basis des Mittelhirns, *Tr* Tractus N. optici, *VII* Vorderhirn. Zwischen *Lp* und *GHS* liegt eine tiefe Grube. Dies ist die sogenannte Fovea limbica, welche, zwischen Lobus olfactorius und Pallium liegend, bei Säugern noch deutlicher wird und stets den Riechapparat vom Mantel trennt.

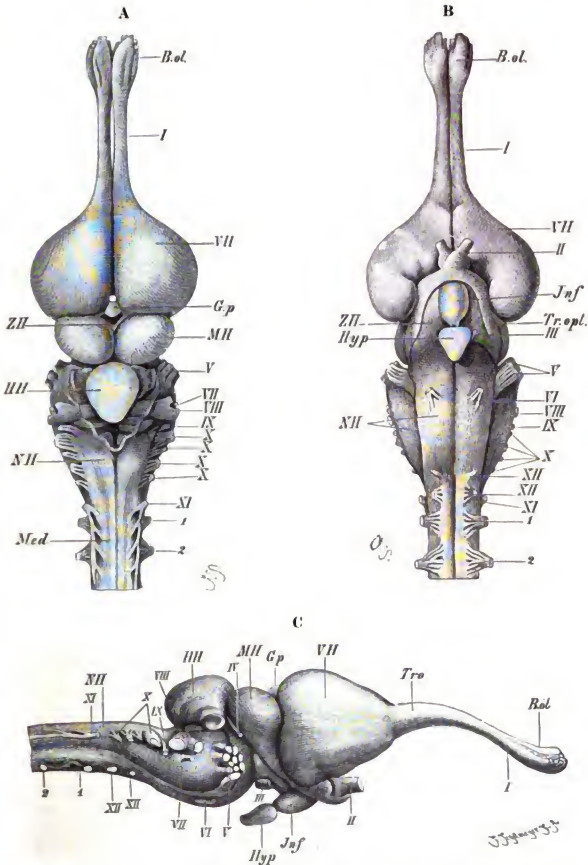


Fig. 155. Gehirn vom Alligator. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *B.ol* Bulbus olfactorius. *G.p* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *I*—*XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Jnf* Infundibulum, *Med* Medulla spinalis, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *Tro* Tractus olfactorius, *Tr.opt* Tractus opticus, *VII* Vorderhirn, welches hinten und basalwärts einen den Tractus N. optici teilweise überlagernden Lobus hipposcampi erzeugt, *ZH* Zwischenhirn, *I*, *2* erster und zweiter Spinalnerv.

Die Lobi olfactorii können den Hemisphären direkt angelagert bleiben, oder es handelt sich um einen wohl entwickelten Tractus mit endständigem Bulbus, in welchen die Filamenta olfactoria sich einsenken. (Vergl. Fig. 154, 155.)

Das Zwischenhirn ist stets in die Tiefe gesenkt und von der Dorsalseite kaum oder gar nicht sichtbar. Es entwickelt ein deutliches Infundibulum, sowie eine Epiphyse und ein Parietalorgan.

Bei den Lacertiliern bewahrt das Parietalorgan mehr oder weniger deutlich seinen Charakter als unpaares Sehorgan. Es liegt

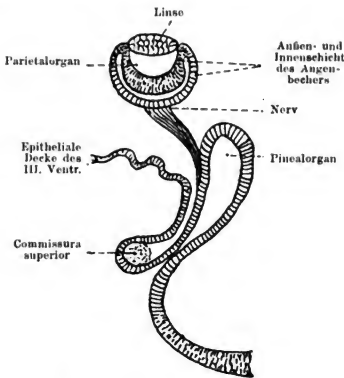


Fig. 156. Der Pinealapparat von Hatteria. Skizze. Nach Dendy. Vorne, links vom Beschauer Parietal-, hinten basal (rechts) das Pinealorgan. Ersteres ist das eigentliche „Parietalaug“ und tritt viel früher in der Ontogenese auf als das Pinealorgan, welches letzteres dauernd mit der Hirnhöhle in Verbindung bleibt.

in dem sogen. Scheitel-
loche (Foramen parietale) des Schädeldaches, steht in enger Verbindung mit der weiter nach hinten, d. h. kaudalwärts liegenden Epiphyse und hat die Form eines Bläschens, dessen dorsale Wand sich zu einer Art durchsichtiger Linse verdickt, während die übrige Blasenwand an eine mehrschichtige, pigmentierte Retina erinnert, mit welcher der mehr oder weniger rudimentäre Nerv in Zusammenhang steht. Durch gefäßführendes Bindegewebe wird das Organ von seiner Umgebung abgegrenzt, und die überliegende Stelle der Dura und der Kopfhaut zeigt häufig kein Pigment, so daß eine Art von Hornhaut entsteht¹⁾.

Der Hirnanhang setzt sich bei Reptilien, wie überhaupt bei allen Amnioten, aus zwei Hauptabschnitten zusammen, aus einem mehr dorsal gelegenen, dem Saccus vasculosus der Anamnia entsprechenden, blutreichen und drüsenartigen Körper, der aus einer Umbildung der bereits erwähnten Rathke'schen Tasche hervorgeht, und aus der mehr ventralwärts liegenden Pars infundibularis, die ihren Drüsencharakter zwar bei Reptilien und Vögeln noch (in reduzierter Weise) beibehält, deren Eimmündung in den Trichter aber obliteriert.

Das Mittelhirn zeigt dorsalwärts in der Regel zwei wulstige Prominenzen, von welchen die Tractus optici ausstrahlen.

¹⁾ Besonders gut entwickelt ist das Parietalorgan bei der primitiven, neuseeländischen Hatteria. Bei unseren einheimischen Eidechsen und Blindschleichen zeigt es einen viel einfacheren Bau.

Das Hinterhirn ist am voluminösesten bei Krokodilen entwickelt und legt sich hier, wie auch anderwärts, klappenartig eine Strecke weit über die Rautengruppe herüber. Bei den übrigen Reptilien bleibt es viel kleiner und läßt den Amphibien gegenüber nur sehr unerhebliche Fortschritte erkennen, doch kann man bereits eine mehr oder weniger verdickte Mittelpartie als Vorläufer des Vermis cerebelli der Vögel und Säuger, sowie zwei lappen- oder flügelartige Seitenpartien unterscheiden. Dazu kommen wichtige, die Rinde betreffende Differenzierungen.

Das Nachhirn (*Medulla oblongata*) ist bei allen Reptilien durch eine deutlich ausgesprochene Krümmung charakterisiert.

Vögel.

Das Vogelhirn repräsentiert einen sehr eigenartigen Typus, der sich schwieriger als irgend ein anderer an die gewöhnlichen Formen anschließen läßt. Mit dem Gehirn der Mammalia hat es nur sehr wenige Berührungspunkte, eher läßt es sich, wenigstens in einzelnen seiner Abschnitte, an das Gehirn gewisser Reptilien (Schildkröten) anschließen. Aber immerhin muß man sagen: Kein Reptiliengehirn ist einem Vogelhirn wirklich ähnlich gebaut.

Bei den Vögeln beherrscht die enorme, in der Vertebratenreihe einzig dastehende Entwicklung des Stammganglions die ganze übrige Hirnanordnung völlig. Im Innern desselben findet sich eine ganze Anzahl einzelner Kerne, die bisher nur zum geringen Teil bei anderen Vertebraten gefunden worden sind. In den Verbindungen der Palliumrinde nach den verschiedensten Richtungen hin läßt sich ein großer Fortschritt den Reptilien gegenüber erkennen (gesteigerte Intelligenz), und viele Vögel lassen ganz zweifellos bereits eine Art herdförmiger Lokalisation erkennen.

An den stattlichen Hemisphären sind deutlich eine *Pars frontalis*, *parietalis*, *temporalis* und *occipitalis* zu unterscheiden, ihre Wand ist aber völlig glatt, und der Ventrikel zeigt nur eine geringe Ausdehnung. Im Zusammenhang mit der beschränkten Palliumentwicklung spielt auch die Mantelkommissur (vergl. die Reptilien) nur eine untergeordnete Rolle, und der Fornix sowie die Ammonsformation fehlen gänzlich. Die vordere, basale Kommissur verhält sich ähnlich wie bei Reptilien.

Die *Lobi olfactorii* sind da, wo sie überhaupt vorkommen, nur schwach entwickelt. Das Zwischenhirn ist ganz in die Tiefe versenkt und von der Dorsalseite nicht sichtbar.

Die *Glandula pinealis* kann infolge der starken Volumsentfaltung des Vorderhirns ihre Lage ändern, indem sie bei manchen Vögeln nicht mehr nach vorne, sondern nach oben und etwas nach hinten gerichtet ist. Ihre Wände sind zum größten Teil in Bindegewebe umgewandelt, doch haftet ihr distales Ende immer noch an der *Dura mater*. Im Innern zeigt das Organ deutlich einen epithelialen, tubulös-drüsigen Charakter, ist reichlich von fibrösem Gewebe durchwachsen und stark vaskularisiert.

Das Zwischenhirn liegt zum größten Teil zwischen das Mittelhirn eingekellt, und letzteres ist in seinen beiden Hälften auseinander- und zugleich nach abwärts gerückt, so daß die Seitenteile, dem

Chiasma der starken Sehnerven sich nähernd, in eine vom Vorder-, Hinter- und Nachhirn begrenzte Bucht zu liegen kommen.

Das Hinterhirn allein bleibt in seiner vollen Ausdehnung unbedeckt und verschließt nach rückwärts die Rautengrube. Es be-

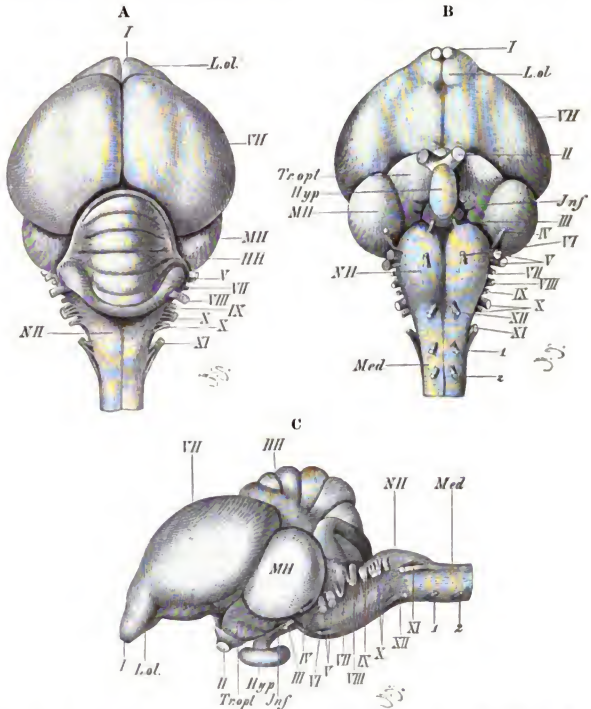


Fig. 157. Gehirn der Haustaube. A dorsale, B ventrale, C Profilsicht. *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Jnf* Infundibulum, *L.ol* Lobus olfactorius, *MII* Mittelhirn, *Med* Medulla spinalis, *NH* Nachhirn, *Tr.opt* Tractus opticus, *VH* Vorderhirn, *1, 2* erster und zweiter Spinalnerv.

steht aus einer starken, wurmartig gekrümmten Mittelpartie und aus zwei nach Form und Größe ungemein schwankenden Seitenpartien (Flocculi). Die Oberflächenvergrößerung, bezw. die Entfaltung des Rindengraues des Hinterhirns, hat den Reptilien gegenüber starke Fort-

schritte gemacht, während das Nachhirn unter scharfer Absetzung vom Rückenmark eine bedeutende Verkürzung erfahren hat.

Die bei gewissen Reptilien schon angebahnte Übereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte ist bei Vögeln durch die gewaltige Größe des Vorderhirnes noch viel weiter gediehen, so daß die nach hinten liegenden Partien zum größten Teil überdeckt werden und basalwärts rücken. Dazu kommt noch, daß entsprechend der steil aufsteigenden Schädelbasis auch die Längsachse des Gehirns eine so steile Richtung annimmt, daß sie mit der von der Schnabelspitze nach hinten gezogenen Kopflängsachse fast einen rechten Winkel bildet¹⁾.

Säuger.

Bei Säugern wird die bei Reptilien und Vögeln noch so unvollständige Rindenlage des Vorderhirnmantels zu einem mächtigen, bei vielen Gruppen vielgefalteten Überzug des ganzen Telencephalon. Zahlreiche Säuger besitzen übrigens noch fast glatte Hemisphären und zeigen nur wenige Furchen, wie z. B. die sogen. Rhinal- und Hippocampusfurchen, ausgeprägt. Auch die Balkenfurche kann frühe schon angedeutet sein. Das embryonale Organ hat mit dem der Reptilien und Vögel große Ähnlichkeit, später aber gewinnt es durch den hohen Differenzierungsgrad des Mantels einen durchaus eigenartigen Charakter. Es kommt zur Ausbildung von Windungen (Gyri), Fissurae und Sulci²⁾. Der Mantel überdeckt die phyletisch älteste basale und mediale Zone des Vorderhirns und überlagert, nach hinten auswachsend, allmählich einen großen Teil oder gar, wie bei Primaten, alle weiter kaudalwärts liegenden Hirnteile. Die ursprüngliche Schlußplatte des Ventrikelraumes, die Lamina terminalis, persistiert auch hier als Verbindung beider Hemisphären.

Aus der Rinde kommt eine sehr große Menge von Fasern, der sogen. Stabkranz. Ihre Zahl ist beim Menschen die relativ höchste, bei niedriger stehenden Säugetieren eine geringe, und bei manchen, wie bei den Nagern z. B., eine sehr kleine. Außerdem aber hat sich in der Rinde selbst ein reiches Fasernetz entwickelt, welches alle Teile derselben untereinander verknüpft. Andere mächtige Bündel durchziehen die Hemisphären, einzelne Gebiete ihres Mantels mit anderen verbindend. Auch das Kommissurensystem, der bei Sauropsiden erst in schwachen Spuren nachweisbare Fornix und die Ammonswindung haben sich bedeutend weiter entwickelt. Es ist zu der vorderen (basalen) und hinteren Kommissur noch eine mitt-

¹⁾ Die der Kreideperiode angehörigen fossilen Zahnvögel, mit *Hesperornis* an der Spitze, besaßen ein sehr kleines Gehirn, beziehungsweise sehr kleine Hemisphären, Ihr Gehirn steht demjenigen recenter Reptilien (*Alligator*) ungleich näher als demjenigen irgend eines heute lebenden Vogels. Die *Lobi olfactorii*, welche, wie wir oben sahen, bei den Vögeln nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen, waren bei den Zahnvögeln stark ausgebildet. Die Riechnerven durchbrechen zwei Löcher, um in die Nasenhöhle zu gelangen.

²⁾ Über den bei verschiedenen Säugergruppen waltenden Windungstypus (z. B. Ungulaten-, Carnivoren- und Primatentypus) vergl. die Fig. 158–161. Eine Homologie besteht nur für die Hauptfurchen, und zwar auch hier nur in sehr beschränktem Umfang; häufig ist sie überhaupt nicht durchführbar, und dies gilt namentlich für die sekundären und tertiären Furchen.

lere, die Thalami optici verbindende, hinzugekommen, und es ist namentlich die Mantelkommissur, der sogen. Balken, entsprechend der Ausdehnung des Mantels, bei den höheren Formen ein mächtiges, in der Richtung von vorne nach hinten auswachsendes Gebilde ge-

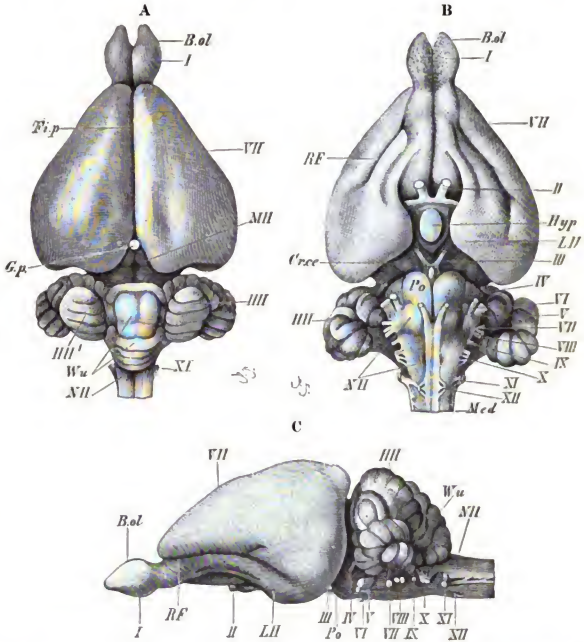


Fig. 158. Gehirn des Kaninchens. A dorsale, B ventrale, C Profilsicht. *B.ol* Bulbus olfactorius, aus welchem der Nervus olfactorius entspringt, *C.p* Crura cerebri, *F.p* Fissura longitudinalis pallii (Mantelspalte), *G.p* Corpus pineale, *III, III'* Seitenteile (Hemisphären) des Hinterhirns, *Hyp* Hypophyse, *LH* Lobus hippocampi, *I–XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Med* Medulla spinalis, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *NH* Nachhirn, *Wu* mittlerer Abschnitt des Hinterhirns (Wurm).

worden. Der Prozeß dieser Vervollkommnung vollzog sich im Laufe einer langen Phylogenese nur ganz allmählich, von Stufe zu Stufe, bis zu den Primaten hinauf.

Bei Monotremen und Marsupialiern, deren Gehirn noch auf sehr niedriger Entwicklungsstufe steht, ist die vordere, basale Kom-

missur, im Gegensatz zu den Eutheria, wo sie mehr zurücktritt, mächtig entwickelt und stellt das größte Assoziationssystem des ganzen Gehirns dar. Dazu kommt noch eine Commissura superior, welche über der Commissura anterior liegt. Diese Kommissuren verbinden beide Hemisphären miteinander. Auch das Edentaten-Gehirn nähert sich demjenigen der Marsupialier, insofern es noch einen sehr niederen Typus repräsentiert, und dies gilt auch für das Gehirn der Nager, Insektenfresser und Fledermäuse, wenn sich auch bei diesen drei Gruppen zum Teil bereits eine andere Entwicklungsrichtung erkennen läßt.

Die Hauptbezirke der Hemisphären werden als Lobi frontales, parietales, occipitales und temporales unterschieden; bei Primaten tritt noch ein Lobus centralis hinzu.

Mit dem gewaltigen Auswachsen der Hemisphären differenziert sich auch der Seitenventrikel¹⁾ in mehrere Unterabteilungen, die man als Vorderhorn, Hinter- und Unterhorn bezeichnet. Letzteres erstreckt sich in den temporalen Hemisphärenabschnitt hinab, welcher dem Lobus Hippocampi der Reptilien entspricht. Der in sein Lumen vorspringende, aus einer Einfaltung der medialen Hemisphärenwand in den Seitenventrikel, bzw. in das Unterhorn hervorgegangene Hippocampus zeigt sich bei Säugern, entsprechend der viel höheren Ausbildung des Geruchsorganes, ungleich besser ausgeprägt als bei niederen Vertebraten.

In engster Verbindung mit dem Hippocampus entsteht der Gyrus dentatus (Fascia dentata) und der Saum (Fimbria), welcher letztere wieder zu dem Fornix in nahen Beziehungen steht.

Bulbus²⁾ und Pedunculus olfactorius, Tuberculum olfactorium, Lobus piriformis, Substantia perforata anterior und Hippocampus stellen alle zusammen den zentralen Riechapparat dar, das sogen. Rhinencephalon. Dieses wird durch die in keinem Säugetier fehlende Fissura rhinalis vom Pallium geschieden. Diese Furche steht in inniger Beziehung zu der ebenfalls konstanten Fissura splenialis, welche, dem Balken mehr oder weniger parallel ziehend, den Gyrus supracallosus dorsalwärts begrenzt. Auch die Fissura (Fossa) Sylvii kann als eine typische Furche betrachtet werden; sie liegt im Bereich der mittleren Partie der Rhinalfurche und kann bei höheren Säugetieren vom angrenzenden Pallium überwallt und so aus einer Fossa in eine Fissura verwandelt werden. Um diese Fissura Sylvii hufeisenartig herumgebogen verlaufen bei Carnivoren, Cetaceen und Ungulaten drei Windungen, die durch sogen. Bogenfurchen voneinander geschieden werden. Die oberste, an die Mantelfalte (Fissura longitudinalis) anstoßende Windung heißt dann Gyrus marginalis.

1) Die Ventrikel sind epithelial ausgekleidet. Man spricht von Ependym. Dieses bildet außerdem noch den Dacheil des III. und IV. Ventrikels, verstärkt durch bindegewebige, der Pia mater entstammende Schichten = Telae chorioideae, welche sich als Plexus chorioidei (Adergeflechte) in die Ventrikel fortsetzen.

2) Die Lobi olfactorii überragen in der Regel mit ihren freien Enden das sekundäre Vorderhirn, oder aber sie werden von den Stirnlappen gänzlich überdeckt. Ihre Ausbildung ist je nach gut ausgebildetem oder reduziertem Riechvermögen eine sehr wechselnde, und sie können auch vollständig zurückgebildet sein. Auf Grund dieses Verhaltens unterscheidet man makro-, mikro- und anosmatische Säugetiere, von welchen im Kapitel über das Geruchsorgan noch weiter die Rede sein wird.

Längs der Hemisphärenseitenfläche verlaufend schneidet der Sulcus cruciatus oben in die Mantelspalte ein, welcher bei den Primaten sein Homologon (S. centralis) hat.

Über weitere Gyri und Sulci des Primatengehirns vergl. Fig. 161.

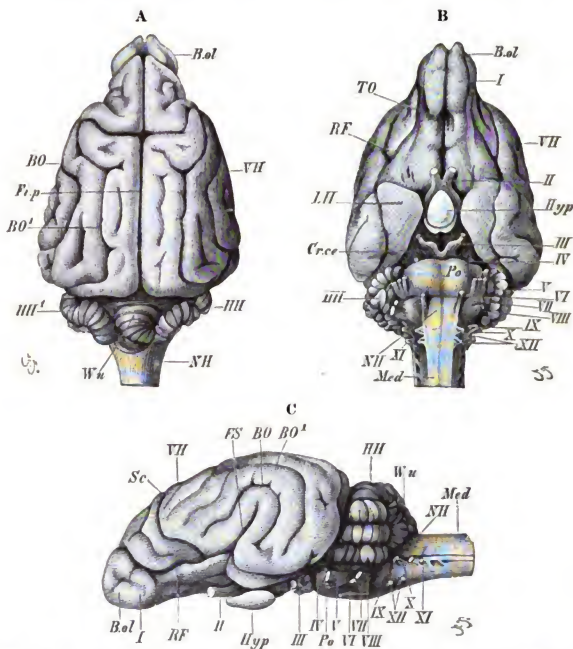


Fig. 159. Gehirn eines Hühnerhundes. A dorsale, B ventrale, C Profilsansicht. BO, BO¹ Bogenfurchen, B.ol Bulbus olfactorius, aus welchem die Filamenta olfactoria (Riechnerv) entspringen, Cr.ce Crura cerebri, Fi.p Fissura longitudinalis pallii (Mantelspalte), FS Fissura Sylvii, HH, HH¹ Seitenteile (Hemisphären) des Hinterhirns, Hyp Hypophyse, I—XIII erster bis zwölfter Hirnnerv, LH Lobus hippocampi, Med Medulla spinalis, NH Nachhirn, Po Brückengegend, RF Rhinalfurche, Sc Sulcus cruciatus, VII Vorderhorn, Wu mittlerer Teil (Wurm) des Hinterhirns.

Das Stammganglion (Corpus striatum) wird von den aus dem Mantel herabkommenden Fasern umschlossen und durchbrochen (vordere Schenkel der Capsula interna der Primaten). Im Gegensatz zu dem homologen Gebilde aller unterhalb der Mammalia stehenden Wirbeltiere tritt das Stammganglion bei Säugern mehr und

mehr in die Tiefe zurück und wird schließlich zu einem, im Vergleich mit dem übrigen Gehirn, kleinen Gebilde.

Auf dem vorderen Paar der Vierhügel ruht die Zirbel (Corpus pineale), welche sich bei Säugern von ihrem ursprünglichen Verhalten sehr weit entfernt. Erstens ist sie in postembryonaler Zeit unter die Hemisphären des Vorderhirns ganz hinabgerückt, resp. von ihnen nach hinten umgelegt und so außer allem Kontakt mit den Schädeldecken und Hirnhüllen gesetzt; zweitens ist sie zu einem rundlich-ovalen oder auch mehr platten, aus kompaktem, epithe-

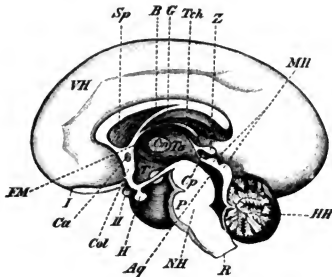


Fig. 160.

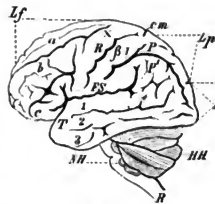


Fig. 161.

Fig. 160. Gehirn des Menschen, Medianschnitt. *B* Balken, *G* Gewölbe, welches nach vorne und abwärts in die Columellae *Col* ausläuft; vor diesen bei *Ca* die vordere Commissur, zwischen ihnen und dem Sehhügel (*To*) das Foramen interventriculare (Monroi) *FM*, *H* Hypophyse, *HH* Hinterhirn, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus, *MH* Mittelhirn mit dem Aquaeductus cerebri (Sylvii) *Ap*, nach vorne davon die hintere Commissur *Op*, *NH* Nachhirn mit Pons *P*, *R* Rückenmark, *T* Trichter (Infundibulum), *Trk* Tela chorioidea, *To* Thalamus opticus (Zwischenhirn) mit der mittleren Commissur *Cm*, *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbel.

Fig. 161. Hirnwindungen des Menschen, nach A. Ecker. *a*, *b*, *c* oberer, mittlerer und äußerer Gyrus frontalis, *cm* an der dorsalen Hirnfläche eben noch einschneidender Sulcus callosomarginalis, *FS* Fossa cerebri lateralis (Sylvii), *HH* Hinterhirn, *Lf* Lobus frontalis, *Lo* Lobus occipitalis, *Lp* Lobus parietalis, *NH* Nachhirn, *Po* Parieto-occipitalfurehe, *P*, *Pⁱ* innere und äußere Scheitelwindung, beide durch die Interparietalfurehe (*I*) voneinander getrennt, *R* Rückenmark, *T* Lobus temporalis, *X*, β , *I* vordere und hintere Zentralwindung, durch den Sulcus centralis (Rolandi) (*R*) voneinander getrennt, *1*—*3* obere, mittlere und untere Temporalwindung.

lialem Gewebe bestehenden und mit sogen. Hirnsand durchsetzten Säcken umgebildet. Sie bleibt übrigens durch zwei nach vorne laufende starke Stiele, die sogen. Pedunculi, mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirn, d. h. mit den medialen Flächen der Sehhügel (Stria medullaris), verbunden.

Das Mittelhirn (Corpus bigeminum) wird in seiner Dorsalpartie durch eine Kreuzfureche in vier Hügel zerlegt, und stellt den niedrigen Vertebraten gegenüber nur einen sehr kleinen Hirnabschnitt dar. Basalwärts verlaufen die Großhirnschenkel (Pedunculi s. crura cerebri). Das Hinterhirn (Cerebellum) ist stets kräftig ausgeprägt. Der von den Reptilien an sich kundgebende Zerfall

desselben in einen mittleren und in zwei seitliche Abschnitte tritt bei den Säugetieren noch viel stärker hervor. Jener wird hier zum sogen. Wurm (Vermis), diese dagegen repräsentieren den Flocculus und die Kleinhirnhemisphären.

Zwischen dem Entwicklungsgrad des seitlichen und des mittleren Abschnittes des Cerebellum der Säugetiere besteht eine Wechselbeziehung derart, daß der letztere um so einfacher gestaltet ist, je mehr sich die ersteren entwickeln¹⁾.

Mit der Herausbildung der Kleinhirnhemisphären tritt aber noch eine weitere, große Kommissur zwischen ihnen auf, nämlich die **Brücke (Pons)**. Sie umschlingt, ventralwärts ausstrahlend, das Nachhirn, d. h. die Medulla oblongata, kummertartig und verhält sich in

ihrer Entwicklung proportional zu der höheren oder tieferen systematischen Stellung des betreffenden Säugetieres.

Weitere Verbindungssysteme des Kleinhirnes mit der Nachbarschaft werden als *Crura medullae ad cerebellum*, sowie als *Crura cerebelli ad cerebrum* s. *ad Corpora bigemina* bezeichnet (Fig. 162).

Zum Schluß sei noch einiger ausgestorbener, aus dem Eocän Nordamerikas stammender Säugetier-Geschlechter Erwähnung getan, von deren Gehirn wir uns, was die äußeren Formver-

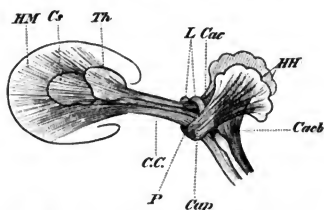


Fig. 162. Die Hauptfaserstrahlen des menschlichen (Säugetier-)Gehirns, schematisch. *Cae* Crura cerebelli ad Corpora bigemina, *CaeB* Crura medullae ad cerebellum, *Cap* Crura cerebelli ad pontem, *C.C.* Crura (Pedunculi) cerebri, *Cx* Corpus striatum, *HH* Hinterhirn (cerebellum), *HM* Hemisphären, *L* Lemniscus, *P* Pons, *Th* Thalamus opticus.

hältnisse (auf Grund der vorhandenen „Steinkerne“) betrifft, eine recht gute Vorstellung verschaffen können. Jene Gehirne sowohl, wie auch das über das Gehirn der Zahnvögel Mitgeteilte, werfen ein helles Licht auf die Stammesgeschichte des Vertebratengehirns im allgemeinen.

Das Gehirn aller jener Geschlechter, wie in erster Linie dasjenige von *Dinoceras mirabile* (Fig. 163 D, E, F), ist durch die außerordentliche Kleinheit charakterisiert, und dies gilt vor allem für das Vorderhirn. Dazu kommt, daß das Hirn von *Dinoceras mirabile* eine so auffallende Ähnlichkeit mit demjenigen der *Lacertilia* zeigt, daß man dasselbe ohne Kenntnis des Skelettes unbedingt für ein Eidechsengehirn erklären würde. Wie klein seine Dimensionen waren, geht daraus hervor, daß man den Steinkernen desselben durch den größten Teil des Wirbelkanals frei hindurchziehen kann. Nur bei dem aus der

¹⁾ Beide zeigen eine reichliche Lappung, und diese entsteht zuerst im Bereich des Wurmes und schreitet von hier aus sekundär lateralwärts auf die Hemisphären fort. Hinsichtlich des allgemeinen Grundplanes des Cerebellums gehören: 1. die Carnivoren, gewisse Edentaten, das Schwein und die Lemuriden; 2. die Cetaceen, Elefanten, Affen und Mensch je in eine Gruppe zusammen.

nordamerikanischen Kreideformation stammenden, zur Gruppe der Ceratopsidae gehörigen Dinosaurier *Triceratops* scheint das Gehirn im Verhältnis zum Schädel noch kleiner gewesen zu sein, als

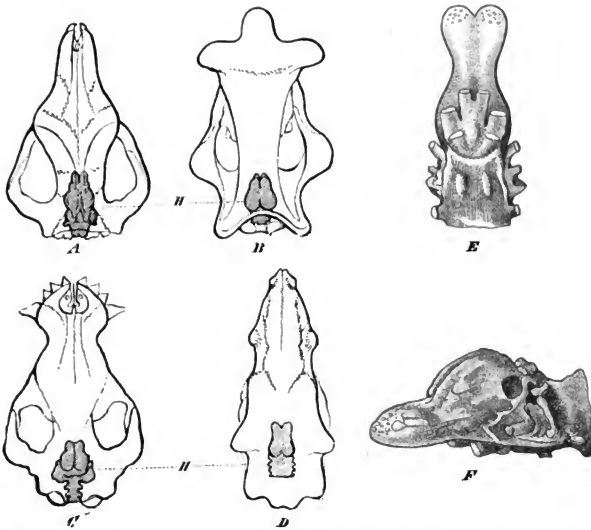


Fig. 163. Steinkerne von Gehirnen eocäner Säugetiere, nach Marsh. A Schädel mit eingezeichnetem Gehirn von *Tilliotherium fodiens*, B von *Brontotherium ingens*, C von *Coryphodon hamatus*, D von *Dinoceras mirabile*, E und F ventrale und seitliche Ansicht des Gehirnes von *Dinoceras mirabile*.

bei *Dinoceras*, ja es war in dieser Beziehung überhaupt das kleinste Wirbeltiergehirn. Außerordentlich stark entwickelt waren die Riechnerven.

Hirngewicht.

Die schwersten Gehirne recenter Säuger finden sich bei *Elephas* (5430 g, Verhältnis von Hirn- und Körpergewicht = 1:560), *Balaenoptera* (6—7000 g, Verhältnis vom Hirn- und Körpergewicht = 1:14000—1:22675) und *Homo* (1375—1400 g = 1:45—1:47). Nur die kleinsten südamerikanischen Affen mit einem geringen Körpergewicht und einem relativ sehr hohen Hirngewicht übertreffen noch das relative Hirngewicht des Menschen. Das Verhältnis stellt sich wie 1:17—1:20.

II. Peripheres Nervensystem.

Das periphere Nervensystem vermittelt die physiologische Verbindung der Peripherie des Körpers mit dem centralen Nervensystem in centripetaler (**sensible Nerven**) und centrifugaler Richtung (**motorische Nerven**).

Ihrer Lage nach unterscheidet man zwei Hauptgruppen von peripheren Nerven, nämlich **spinale** und **cerebrale**, d. h. solche, welche im Bereich des Rückenmarks, und solche, welche im Bereich des Gehirnes liegen. Eine zwischen beiden liegende Übergangsgruppe bezeichnet man als **spino-occipitale Nerven**. Die spinalen Nerven stellen leichter zu verstehende, sozusagen einfachere

Bildungen dar und zeigen eine auf die dorsale und ventrale Seite des Rückenmarks gleichmäßig verteilte Anordnung, insofern man in jedem Körpersegment je ein oberes (dorsales) und ein unteres (ventrales) Paar unterscheiden kann. Ersteres besteht im wesentlichen aus sensiblen, letzteres aus motorischen Fasern.

Im Wurzelgebiet jedes dorsalen sensiblen Spinalnervenpaares liegt ein **Spinalganglion**; ein solches fehlt den ventralen, motorischen Wurzeln.

Die ventralen, in der Hauptsache zum großen Seitenrumpfmuskel und zu dessen Abkömmlingen gehenden Wurzeln bilden sich als direkte Auswüchse des Rückenmarkes, während die dorsalen Wurzeln ihren Ursprung von den

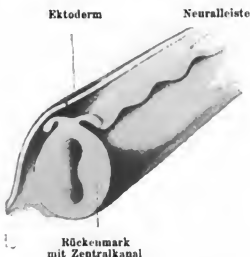


Fig. 164. Neuralleiste mit den sich differenzierenden Spinalganglien. Nach J. S. Kingsley.

Spinalganglien nehmen und von diesen, ihren Centren und Ausgangspunkten aus, erst in das Rückenmark einwachsen. Die Spinalganglien selbst differenzieren sich in der Embryonalzeit aus einer Art von Leiste („Neuralleiste“), welche an der Stelle auftritt, wo sich das Ektoderm in die Neuralrinne umschlägt (Fig. 164).

Am distalen Ende jedes Spinalganglions treten beide Nervenzweige zusammen, allein vieles spricht dafür, daß die Vorfahren der heutigen Wirbeltiere getrennte dorsale und ventrale Nerven besessen haben müssen, wie dies bei *Amphioxus* und den *Petromyzonten* heute noch der Fall ist, und wie sich dies auch bei den Gehirnnerven dauernd erhalten hat¹⁾.

¹⁾ Die Annahme erscheint nicht unberechtigt, daß sowohl die dorsalen als die ventralen Nerven bei den Vorfahren der heutigen Wirbeltiere noch gemischter Natur waren, d. h. daß beide sensible und motorische Elemente führten. Dafür spricht das Verhalten der *Amphioxus* und der *Petromyzonten*, wo die dorsalen Nerven heute noch gemischten Charakters sind. Auch ein großer Teil der Hirnnerven der Kranioten spricht für jene Auffassung.

Von jenem Vereinigungspunkt an teilt sich der gemeinsame Stamm wieder in einen dorsalen, ventralen und intestinalen Zweig. Ersterer geht zur Muskulatur und zur Haut des Rückens,

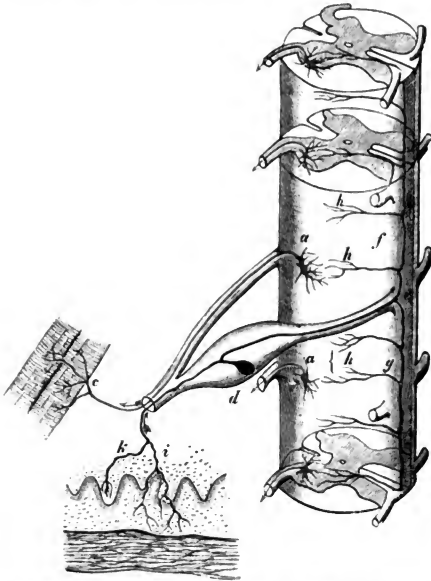


Fig. 165. Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensiblen Fasern, sowie der Beziehungen der sensiblen Kollateralen zu den Ursprungsstellen der vorderen Wurzeln. Nach M. v. Lenhossék. Das Rückenmark ist durchsichtig dargestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen (*a*) entspringen die Fasern der vorderen Wurzel (*b*), deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen (*c*) dargestellt ist. In dem im Verhältnis zum Rückenmark sehr stark vergrößert dargestellten Spinalganglion (*d*) ist nur eine einzige Ganglienzelle wiedergegeben, deren zentraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei *e* gabelig in die aufsteigende (*f*) und absteigende (*g*) Stammfaser teilt, die oben und unten nach Einbiegung in die graue Substanz, frei endigt und unterwegs mehrere Kollateralen (*h*) abgibt. Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzellen strebt als periphere sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung teils als nackte Endarborisation in der Epidermis (*i*), teils als Aufknäuelung in einem Corpusculum tactus (Meißner'schen Körperchen) (*k*) zur Ansicht gebracht ist.

der ventrale versorgt die seitlichen und ventralen Körperwände, der intestinale dagegen geht Verbindungen mit jenem Nervensystem ein. das wir oben als sympathisches Nervensystem bezeichnet haben.

1. Rückenmarksnerven.

Während bei Fischen bezüglich der Nervenaustritte (durch die Intercalarstücke, durch die Wirbel-Bogen, oder zwischen denselben) die allermannigfachsten Variationen vorkommen, treten die Spinalnerven von den Amphibien an in der Regel jederseits zwischen den Bogen durch die Foramina intervertebralia hervor.

In ihrem ursprünglichen, indifferenten Verhalten haben wir uns die Spinalnerven so vorzustellen, daß sie sich in streng metamerer Anordnung und gleichmäßigem Entwicklungsgrad am Körper verbreiten. Im Bereich der Gliedmaßenanlagen aber kann eine größere Anzahl von Spinalnerven zu Geflechten, zu **Plexusbildungen** zusammentreten, die man ihrer Lage nach als **Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis** und **sacralis** bezeichnet. Die Zahl der diese Plexus komponierenden Nerven weist auf die an ihrem Aufbau beteiligten Körpersegmente, d. h. auf ihren polymeren Ursprung zurück¹⁾ (vergl. das Gliedmaßen skelett). Die Stärke der Nerven steht gewöhnlich in gerader Proportion zur Entwicklung und Differenzierung der Extremitäten-Muskulatur, doch kann hier auf eine spezielle Schilderung nicht eingegangen werden, und es sei nur das Allernötigste bemerkt.

Im Gegensatz zu den Fischen, deren verhältnismäßig noch wenig ausgesprochene Plexusbildungen sich ihrer großen Variationsbreite wegen unter keinen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen, tritt von den Amphibien an durch die ganze Tierreihe hindurch eine typische Gruppierung der Äste des mächtiger sich entfaltenden Plexus cervico-brachialis und Plexus lumbo-sacralis auf, die sich aber im allgemeinen auf Grund der oben erwähnten Gabelbildung auf ein System ventraler und dorsaler Nervenstämme zurückführen läßt.

An dem erst bei den Sauropsiden vom Plexus cervicalis sich schärfer differenzierenden Plexus brachialis unterscheidet man:

1. Nn. thoracici superiores (N. dorsalis scapulae und N. thoracicus lateralis der menschlichen Anatomie);
2. Nn. thoracici inferiores (N. subclavius, Nn. thoracici anteriores);
3. Nn. brachiales ventrales, Nn. anteriores (N. medianus mit dem N. musculo-cutaneus, N. ulnaris, N. cutaneus medius und internus);
4. Nn. brachiales dorsales, Nn. posteriores (Nn. subscapulares, N. axillaris und radialis).

¹⁾ Ein weiterer hochwichtiger Faktor für das Zustandekommen der Plexusbildungen sind die teils phylogenetisch, teils ontogenetisch erfolgenden Verschiebungen der Extremitätengürtel am Rumpfe. Dadurch gelangen die Extremitäten in den Bereich immer weiter nach hinten, bzw. nach vorne gelegener Rumpfssegmente, resp. Myomeren und assimilieren die denselben zugehörigen Spinalnerven. Gleichzeitig scheiden dann andere Nerven aus dem Verband der Extremitäten wieder aus. Demzufolge wird es sich im Bereich der vorderen wie der hinteren Gliedmaßen in der ganzen Wirbeltierreihe um Übergangsbereiche zwischen den Extremitäten- und den angrenzenden Rumpfnerven handeln. Ich erwähne nur an die oberen und unteren Interkostal-Nerven beim Menschen und deren wechselnde Beziehungen zum Plexus brachialis, resp. lumbalis.

Der Plexus lumbalis und sacralis zeigen im allgemeinen, zumal bei Säugern, viel größere Schwankungen als der Plexus brachialis. Die größeren, aus jenen Plexus entspringenden Nerven werden als Obturatorius, Cruralis, sowie als Ischiadicus und Pudendus beschrieben. Der Ischiadicus zerfällt an der freien Extremität in einen N. tibialis und N. fibularis.

2. Gehirnnerven.

Man kann im allgemeinen folgende zwölf Hirnnervenpaare unterscheiden und dazu kommen noch die ein Übergangsgebiet repräsentierenden spino-occipitalen Nerven.

N. olfactorius . . .	I	} Paar ¹⁾ .
„ opticus . . .	II	
„ oculomotorius . .	III	
„ trochlearis . . .	IV	
„ trigeminus . . .	V	
„ abducens . . .	VI	
„ facialis . . .	VII	
„ acusticus . . .	VIII	
„ glossopharyngeus	IX	
„ vagus . . .	X	
„ accessorius (Willisii)	XI	
„ hypoglossus . . .	XII	

Der N. olfactorius und der N. opticus nehmen hinsichtlich ihrer Genese, die, wie früher schon gezeigt wurde, aufs engste an gewisse Ausstülpungsvorgänge des sekundären und primären Vorderhirns geknüpft ist, eine Sonderstellung ein. Ich sehe deshalb vorderhand von einer weiteren Schilderung derselben ab und verweise auf das Kapitel über das Gehirn, das Geruchs- und Sehorgan.

Was die Genese der übrigen Gehirnnerven anbelangt, so ist sie eine sehr komplizierte, und ich muß mich deshalb in der Darstellung auf die allernotwendigsten Angaben beschränken. Der V., der VII. (zum Teil), der VIII., IX. und X. Hirnnerv entspringen dorso-lateralwärts im Gehirn und erinnern dadurch an die dorsalen Spinalwurzeln des Rückenmarks, allein ihr Bildungsmodus unterscheidet sie von diesen in mancher Hinsicht. Auch sind sie gemischter Natur und erinnern in dieser Beziehung an jene früher schon erwähnten primitiven Verhältnisse. Am Aufbau ihrer Wurzelganglien beteiligt sich, ähnlich wie bei den Spinalnerven, eine Neural- oder Ganglienleiste, doch spielen hier bei der Anlage der im Bereich der Nervenstämme liegenden Ganglien, wie z. B. des Ganglion petro-

¹⁾ Noch nicht klar erkannt ist die morphologische Bedeutung eines Gehirnnerven, welcher in Ermangelung eines besseren Namens vorläufig als Nervus terminalis bezeichnet worden ist. Er findet sich bei sehr vielen, ja vielleicht bei allen Selachiern, den Dipnoern und auch bei einem Teil der Ganoiden. Sein centrales Ende liegt im Bereich der Lamina terminalis des Telencephalon, vor der Abgangsstelle des Sehnerven. Von hier aus zieht der Nerv den Lobus olfactorius überkreuzend nach vorne und strahlt in der Nasenschleimhaut aus, ohne daß bis jetzt über seine letzte Endigung etwas Sicheres bekannt geworden ist. Mit dem Riechnerven hat er nichts zu schaffen, und alles spricht für seinen rudimentären Charakter. (Letzter Rest aus alter Zeit.)

sum und nodosum des Nerv. IX und X, gangliöse Wucherungszonen des ektodermalen Epithels eine wichtige Rolle. Diese dermatogenen Ganglien, welche bei Spinalnerven überhaupt nicht in Frage kommen, bezeichnet man als Plakoden oder als Nebenganglien, und man wird mit der Annahme nicht fehlgehen, in ihnen die Anlagen von primitiven Sinnesorganen zu erblicken. Über ihre ursprüngliche Bedeutung wird man übrigens erst Aufschluß gewinnen, wenn einmal die Kenntnisse über die Urgeschichte des Kopfes eine weitere Förderung erfahren haben werden.

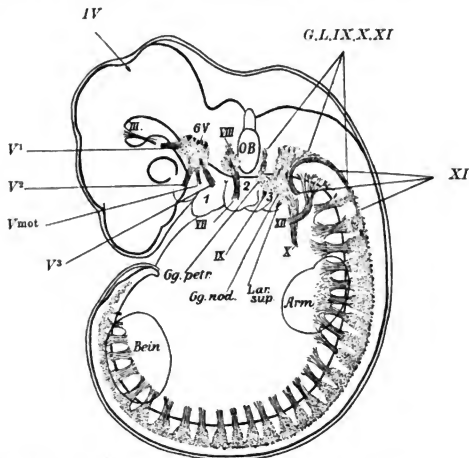


Fig. 166. Rekonstr.-Bild der peripheren Nerven eines menschl. Embryos von vier Wochen (6,99 mm lang). Nach G. S. Streeter. 1, 2, 3 Erster bis dritter Visceralwulst. III Oculomotorius, IV Trochlearis, V¹, V², V³ erster, zweiter und dritter Ast des Trigemini, V^{mot} Pars motoria Trigemini, GV Trigemini-Ganglion, VII Facialis, VIII Ganglion acusticum, IX Glossopharyngeus mit dem Gangl. petrosus Gg. petr., X Vagus mit dem Gangl. nodosum Gg. nod. und dem Laryngeus superior Lar. sup., G. L. Ganglienleiste von IX, X, XI, XI Accessorius, XII Hypoglossus. Der sechste Nerv (Abducens) ist nicht sichtbar.

Was die motorischen Zuschüsse des V., VII., IX. und X. Nerven anbelangt, so wachsen sie erst sekundär vom Gehirn aus in jene Anlagen hinein. Die betreffende Kernzone, von der aus dieses geschieht, liegt dorsal von einer zweiten mehr ventral liegenden Kernreihe, aus welcher die rein motorischen Hirnmassen auswachsen, nämlich der Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und der Hypoglossus. Auch der Nervus accessorius gehört in diese Gruppe.

Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß dem Wirbeltierkopf eine Summe von Metameren zugrunde liegt, muß es als ein erstrebens-

wertes Ziel betrachtet werden die Zugehörigkeit der einzelnen Kopfnerven zu denselben zu ermitteln. Was hierüber einigermaßen als sicher gelten kann, findet sich in folgender Liste, welcher im wesentlichen die Verhältnisse der Selachier zugrunde liegen.

Übersichtliche Darstellung der segmentalen Verbreitung der Hirnnerven mit Zugrundelegung der Kopfmetameren.

Metamer I	Ventrale Äste	Dorsale Äste
(M. rectus sup. inf., internus und Obliquus inferior).	Oculomotorius (III)	Ram. ophthalmicus profundus des Trigemini (V) mit dem Ganglion ciliare.
Metamer II	Ventrale Äste	Dorsale Äste
(Obliquus sup.)	Trochlearis (IV)	Trigeminus (V) nach Abzug des Ram. ophthalmicus profundus.
Metamer III	Abducens (VI)	Facialis (VII) und Acusticus (VIII) mit ihren zugehörigen Ganglien.
(Rectus externus).		
Metamer IV	fehlt	Glossopharyngeus (IX) mit seinem Ganglion.
(Früh abortiv werdende Muskeln).		
Metamer V	fehlt	
(Früh abortiv werdende Muskeln).		

Fig. 167. A und B. Verteilung der Kopfnerven bei wasserlebenden (A) und terrestrischen (B) Wirbeltieren. Die Ganglien cerebro-spinaler Natur sind auf beiden Figuren, diejenigen des sympathischen Systems aber nur auf Figur 167, B eingezeichnet.

Erklärung der Farben.

Weiß:	Nn. olfactoria (I), opticus (II), oculomotorius (III), trochlearis (IV), abducens (VI), Portio minor (motoria) des Trigemini (P. m. V), Nn. spino-occipitales s. kraniale Spinalnerven, welche ventral vom Vagus austreten (So, So, So), Nn. cerviclis I und II mit dorsaler (Id, Id) und ventraler (Ir, Ir) Wurzel. Dieselben können z. T. in der Bahn des Hypoglossus verlaufen. N. hypoglossus mit dorsaler (XIII) und ventraler (XIII, r) Wurzel.
Schwarz:	N. trigeminus Ganglion semilunare (Gasseri) (GG), Ramus ophthalmicus profundus der wasserlebenden Tiere (Oph. prof. V), kleinere Äste (R. m. V), worunter eventuell ein Ramus ophthalmicus superficialis trigemini, R. ophthalmicus (Oph. V) = I. Ast des Trigemini terrestrischer Wirbeltiere, R. maxillaris (Max. V) = II. Ast des Trigemini, R. mandibularis (Mand. V) = III. Ast des Trigemini, in dessen Bahn die motorische Portion (P. m. V) teilweise verläuft, Mandibularer — bezw. mentaler — (Ma. Ment.) —, Lingualer (Ling. V) Zweig des III. Trigemini. Für den Mylohyoideus und den vorderen Bauch des Biventer bestimmte Zweige (My), R. auricularis superficialis (Au), Ganglion ciliare (+), Ganglion sphenopalatinum (++) , Ganglion oticum (*), Ganglion submaxillare (**).

- Rot:** Nervensystem der Seitenorgane (Nervenhügel) des Kopfes und Rumpfes wasserlebender Vertebraten, sowie der Nervus acusticus (*VIII*) rot (schraffiert). Centrales Ursprungsgebiet dieser Nerven (*Centr.*), Ophthalmicus superficialis des Facialis (*Oph. sup. VII*) mit seinem Ganglion (*Go*), Buccalis des Facialis (*Bucc. VII*) mit seinem Ganglion (*Gb*), Mandibularis externus mit seinem vorderen (*Mand. ext. † VII*) und hinteren Ast (*Mand. ext. †† VII*) sowie mit seinem Ganglion (*Gm*), Anastomose (*Co. lat.*) mit dem Ramus lateralis vagi (*Lat. X*) bei Dipnoern. Ganglion (*G. lat.*) des R. lateralis. R. supratemporalis des R. lateralis vagi (*Supt.*).
- Hellgrün:** Sensible Portion des N. facialis mit dem Ganglion geniculi (*Gc*). Zwischen diesem und dem Ganglion semilunare (Gasseri) können Verbindungen bestehen, welche auf Fig. A angedeutet sind. R. palatinus, bzw. N. petrosus superficialis major des Facialis (*Pal. VII* und *Pet.*), Chorda tympani (*Ch. ty.*) Radix sensitiva (Portio intermedia) des Facialis (*R s VII*).
- Dunkelgrün:** Motorische Portion des N. facialis mit der Radix motoria (*Rm, VII*) und dem hypo-mandibularen Hauptstamm des Nerven (*Hy. Ma. VII*), Muskelzweige (*M, M.*)*. Der für die mimische Muskulatur der Primaten bestimmte Plexus (*Mim.*).
- Gelb:** Vagus-Gruppe. Glossopharyngeus (*IX*) mit seinem Ganglion, seinem Ramus praec- und posttrematici (*pr, po*), dem zum R. palatinus des Facialis ziehenden R. tympanicus s. Jakobsonii (*Pal IX, Jak.*) und lingualis (*Ling. IX*). R. pharyngeus (*Phar. IX*). N. Vagus (*X*) mit mehrfacher Wurzel, wovon jede mit einem Ganglion versehen ist, Rami praec- und posttrematici (*pr* und *po*). Eingeweide-Ast des Vagus (*Int. X*) mit seinen Zweigen (*R R.R.*). N. accessorius (*XI*).

Sonstige Bezeichnungen.

<i>Car. nar.</i> Nasenhöhle.	<i>Z</i> Zunge.
<i>A</i> Auge,	<i>S</i> Spritzloch.
<i>Pal. Quad.</i> Palato-Quadratum.	<i>Oh</i> Ohr.
<i>Md</i> Mandibula.	<i>I—V</i> Erste bis fünfte Kiementasche.

Augenmuskelnerven.

Die Augenmuskelnerven, d. h. der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens, versorgen die den Bulbus oculi bewegenden Muskeln, wie auch dies in der oben aufgestellten Liste über die metamerische Verteilung der Kopfnerven näher präzisiert worden ist.

Der N. **oculomotorius**, welcher den M. rectus superior, inferior, internus, sowie den M. obliquus inferior versorgt, entspringt am Boden des Mittelhirns und stellt wahrscheinlich die ventrale Wurzel des Ramus ophthalmicus profundus trigemini dar (vergl. die Liste über die Verteilung der Kopfnerven). Er steht in allernächster Beziehung zum Ganglion ciliare, welches offenbar erst sekundär in seinen Verlauf eingeschaltet und durch ihn erregbar ist. Die aus ihm wieder austretenden Oculomotoriusfasern gehen zu den Ciliar- und Iris Muskeln des Auges¹⁾.

Der für den M. obliquus superior bestimmte **Trochlearis** tritt, wie schon erwähnt, trotzdem daß sein Kern ventral, d. h. in direkter Verlängerung der Kerngruppe des N. oculomotorius liegt, dorsalwärts an der hinteren Peripherie des Mittelhirns aus und nimmt dadurch allen anderen Hirnnerven gegenüber eine Ausnahme-

¹⁾ Über das Ganglion ciliare sind bei Anamnia und Sauropsiden erneute Untersuchungen nötig. Es handelt sich dabei, wie es scheint, um verschiedene Elemente, und zwar um solche sympathischer und cerebrosptinaler Natur (Beziehungen zum Ganglion des Trigeminus).

stellung ein. Von einem klaren Einblick in seine Urgeschichte sind wir noch weit entfernt. Der **Abducens**, der stets weit hinten, am Boden der *Medulla oblongata*, hervortritt, versorgt den *M. rectus externus*, den *Retractor bulbi* und den Muskelapparat der Nickhaut bei Sauropsiden. Seine Stammesgeschichte ist ebenfalls dunkel und ob er, was auch für den *Trochlearis* behauptet wird, sensible Fasern führt, ist noch nicht sicher ausgemacht.

Trigeminus.

Der Trigeminus ist einer der stärksten Hirnnerven, und Vieles weist auf seine ursprüngliche Doppelnatur zurück. Er entspringt ventro-lateral vom vorderen Teil der *Medulla oblongata*, bezw. (bei Säugern) von der Brücke mit einer mächtigen sensiblen und einer kleineren (ventralen) motorischen Wurzel. Er besitzt ein im Bereich der sensiblen Wurzel liegendes intra- oder extrakranielles Ganglion¹⁾ und teilt sich dann bei Fischen in zwei Hauptstämme, einen *R. ophthalmicus*, an welchen man eine *Portio superficialis* und *profunda* unterscheidet, und in einen *R. maxillo-mandibularis*. Bei den meisten terrestrischen Vertebraten entspringen der *Maxillaris* und *Mandibularis* als getrennte Nerven. Auf Grund dieser drei charakteristischen Äste, die man als I (*Ophthalmicus*), II (*Maxillaris*) und III (*Mandibularis*) zählt, hat der Nerv seinen Namen „Trigeminus“ erhalten. Er verläßt den Schädelraum bald durch eine, bald durch zwei oder drei getrennte Öffnungen.

Der oberflächliche Zweig des *Ophthalmicus* ist in der Regel bei Fischen und Dipnoern deutlich ausgeprägt. Bei Amphibien ist er noch nicht in wünschenswerter Klarheit festgestellt²⁾. Er läuft dorsal vom *Bulbus oculi* nach vorne, kreuzt sich mit dem später zu erwähnenden *R. ophthalmicus superficialis* des *Facialis* und kann mit ihm auch Verbindungen eingehen, die erst sekundär erworben wurden. Seine (freien) Endigungen liegen in der Haut nach vorne von der Orbita und oberhalb derselben.

Die *Portio profunda* des *R. ophthalmicus* zieht unter dem *M. rectus superior* und *internus* sowie dem *M. obliquus superior oculi* nach vorne und versorgt die Haut des Vorderkopfes (Schnauze), die *Conjunctiva*, die Lider, die Tränendrüse und die Schleimhaut der Nase. Er steht in Verbindung mit dem Ganglion ciliare, von dem oben bereits die Rede war.

Der gesamte I. Trigeminus (*N. ophthalmicus*) ist in allen seinen Zweigen rein sensibel, und dieses gilt auch für den II. Trigeminus (*N. maxillaris*), in dessen Bereich ein Ganglion (*G. sphenopalatinum*) liegt, welches sympathischer Natur ist, und das eine Verbindung mit dem *Facialis* besitzt. Der II. Trigeminus oder *R. maxillaris* verläuft am Boden der Orbita basalwärts vom *Bulbus oculi*, versorgt daselbst die *Glandula lacrimalis* und *Harderiana*, die *Conjunctiva*, die Schleimhaut der Nasenhöhle und das Gaumen-

1) Dieses Ganglion (*Gangl. semilunare* s. *Gasseri*) bleibt häufig in zwei Abteilungen getrennt. Ihre Verschmelzung ist als ein sekundärer Vorgang zu betrachten.

2) Vielleicht entspricht er dem *R. frontalis* der Säuger.

dach. Darauf gelangt er zum Oberkiefer, innerviert die Zähne und bricht als R. infraorbitalis hervor, um die Haut in der Oberkiefer- und Wangengegend, die Schnauze und Oberlippe zu versorgen.

Der III. Trigeminus (N. mandibularis) ist gemischter Natur. Er innerviert mit seiner Portio motoria, die den Charakter eines viszeralen Nerven besitzt, gewisse Kiefermuskeln, wie den bei Selachiern am Palatoquadratum sich ansetzenden M. levator maxillae superioris, welcher zusammen mit dem M. intermandibularis (vergl. die Fußnote 1) als ein Teil des Constrictor superficialis V aufgefaßt wird, ferner den M. adductor mandibulae der Selachier, aus welchem die Kaumuskeln (M. temporalis, masseter und pterygoideus) hervorgehen, sowie den größeren Teil des zwischen beiden Unterkieferhälften sich erstreckenden Muskelgebietes. Bei höheren Formen endlich (Säuger) kommt noch der im Bereich des weichen Gaumens liegende M. tensor veli palatini¹⁾, sowie der Spanner des Trommelfells, M. tensor tympani, in Betracht.

Die sensible Portion verläuft entlang der Unterkieferspange und zerfällt in zwei große Zweige, in einen R. lingualis und in einen R. mandibularis im engeren Sinne. Ersterer, welcher den Anamnia und auch den Sauropsiden in Form eines besonderen, wohl differenzierten Zweiges noch fehlt, gelangt zur Schleimhaut des Mundes und zur Zunge, die er sensibel macht, und der er auch mittelst der sogenannten Chorda tympani Geschmacksfasern zuführt (vergl. den Facialis).

Der R. mandibularis s. s. kann den Kanal des Unterkiefers durchsetzen, versorgt daselbst die Zähne, sowie die Mundschleimhaut und verbreitet sich dann mehr oder weniger reichlich in der Haut der Unterkiefer-Kinngegend und der Unterlippe.

Bei Säugetieren zieht ein dritter, schwächerer Zweig des III. Trigeminus vor dem Ohr zur Schläfengegend empor und versorgt die angrenzenden Hautgebiete und die Ohrmuschel.

Im Bereich der Portio sensitiva des III. Trigeminus existieren zwei, zum sympathischen System gehörige Ganglien, das eine (Ganglion oticum) liegt dicht unterhalb der Austrittsstelle des Nerven aus der Schädelhöhle, das andere (Ganglion submaxillare) an der Stelle des R. lingualis, wo dieser sich zur Zunge emporkrümmt. Das Ganglion oticum steht in Verbindung mit dem IX. Hirnnerven. Ob auch dem Ganglion linguale Glossopharyngeusfasern, welche aus dem N. petrosus superficialis minor der Chorda tympani zugeführt werden sollen, zukommen, ist zweifelhaft. Vielleicht gehören die betreffenden Geschmacksfasern ab origine dem Facialis an.

Facialis.

Der Facialis ist ein gemischter Nerv, der bei wasserlebenden und terrestrischen Wirbeltieren ein sehr verschiedenes Verhalten erkennen läßt. Bei gewissen Fischen, Dipnoern und

¹⁾ Die übrigen Muskeln des weichen Gaumens, nämlich die Mm. levator veli palatini, azygos uvulae, palato-pharyngeus und palatoglossus erhalten die Innervation aus der Vagusgruppe.

wasserlebenden Urodelen kann er an seinem Ursprung zwei deutlich getrennte Ganglien, resp. Gangliensysteme, besitzen, von welchen das eine zur sensorischen, das andere zur gemischten, aus sensiblen und motorischen Zweigen bestehenden Portion in Beziehung steht.

Bei anderen Fischen, vor allem aber bei ungeschwänzten Amphibien geht der Facialis mit dem Trigeminus so enge Lagebeziehungen, bezw. Verwachsungen ein, daß die betreffenden Ganglien zu einem Ganglion verschmelzen. Mit anderen Worten: es werden die Elemente der ursprünglichen Facialisganglien vom Ganglion semilunare (Gasseri) mehr oder weniger, oder auch völlig assimiliert, so daß man das ursprüngliche Verhalten zum Teil nur noch ontogenetisch, bezw. während der Larvenmetamorphose (Amphibien) nachweisen kann. In solchen Fällen gelingt es nur schwer, über die oft sehr verwickelten Beziehungen zwischen beiden Nervengebieten Aufschluß zu erhalten.

Ein weiteres Ganglion des N. facialis persistiert bei allen Vertebraten und heißt Ganglion geniculi.

Der Facialis besteht bei wasserlebenden Wirbeltieren aus folgenden Unterabteilungen:

I. Aus einem System¹⁾, welches die spezifischen Hautsinnesorgane des Kopfes versorgt und an welchen man folgende Zweige unterscheiden kann:

- a) einen R. ophthalmicus superficialis, welcher parallel und in naher Lagebeziehung mit dem gleichnamigen Trigeminuszweig verläuft. Er endigt in der Nasenhöhle;
- b) einen R. buccalis, welcher das infraorbitale Seitenkanalsystem und den basalen Teil der Schnauze versorgt. Er ist stets in Verbindung mit dem ihm sehr nahe liegenden R. maxillaris des Trigeminus, welcher letzterer ihm gegenüber bei wasserlebenden Tieren an Volum in der Regel zurücktritt. Zwischen beiden besteht ein reziprokes Verhalten.

In der Nähe seines Ursprungs entsendet der R. buccalis des Facialis einen R. oticus.

- c) einen R. mandibularis externus, welcher für die Seitenorgane der Unterkiefer-, Spritzloch- und Hyoidgegend bestimmt, und welcher von dem später zu betrachtenden hyomandibularen Facialisgebiet ausgeschlossen ist. Er spaltet sich in wechselnder Höhe in einen R. anterior und posterior. Zwischen dem R. mandibularis externus und dem R. mandibularis trigemini können zahlreiche Verbindungen existieren.

¹⁾ Dasselbe Ursprungsgebiet haben auch der Acusticus, sowie der sogen. R. lateralis glossopharyngei et vagi, so daß alle diese Nerven, von welchen jeder ursprünglich sein eigenes Ganglion besaß, morphologisch in ein und dasselbe uralte Sinnesnervensystem, d. h. in das Acustico-Lateral-Nervensystem hineingehören. Alle beruhen auf einer spezifischen Organisation der Medulla oblongata und entstehen zusamt den von ihnen versorgten Sinnesorganen von der äußeren Haut (Ektoderm) her.

II. Aus einem R. palatinus¹⁾, welcher mit dem R. maxillaris trigemini Verbindungen eingehen kann, an der Gaumenschleimhaut sich verbreitet, und

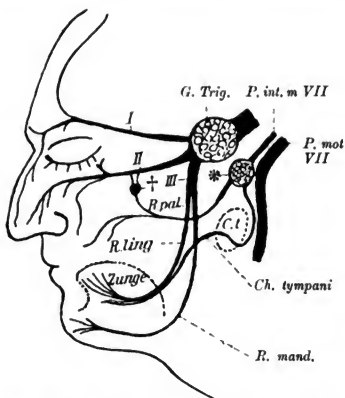


Fig. 168. Das Verhalten der Portio intermedia des N. facialis beim Menschen. Schema, mit Zugrundelegung einer Abbildung von A. F. Dixon. I, II, III erster, zweiter und dritter Ast des Trigemini, * Ganglion geniculi des Facialis, † Ganglion sphenopalatinum im Bereich des II. Trigemini-Astes, Ch. tympani Chorda tympani, C. t. Andeutung des Cavum tympani, G Ganglion trigemini s. Gasseri, P. int. m VII Portio intermedia (sensoria) des Facialis, P. mot VII Portio motoria (hyomandibularis) des Facialis, R. ling. Ramus lingualis des III. Trigemini, R. mand. Ramus mandibularis desselben, R. pal. Ramus palatinus (N. petrosus superficialis major) des Facialis.

Die Portio motoria trigemini III ist nicht dargestellt.

loch wird also von Nr. II und III des Facialis von oben her gabelig umgriffen, ein Verhalten, welchem wir auch beim IX. und

hauht sich verbreitet, und zweitens aus der Chorda tympani. Dieser Nerv, welcher einem R. post-trematicus der Kiemenbogenerven (s. diese) entspricht, verläuft dicht an der medialen Seite des Unterkiefers und begibt sich dann zur Rachen-, bzw. Mundschleimhaut. (Vorderer Bezirk des Mundhöhlenbodens²⁾).

Beide Nerven, welche der „Portio intermedia“ der Säugetiere entsprechen, stehen in engsten Ursprungsbeziehungen zum Ganglion geniculi und liegen bei Fischen vor dem Spritzloch, also präspirakular; von den Amphibien an schließt sich die Chorda tympani der postspirakularen Hauptportion des Facialis, von der gleich wieder die Rede sein wird, an.

III. Aus einer hyomandibularen Hauptportion, welche, wie schon erwähnt, postspirakular liegt und die als der eigentliche Nerv des Zungenbeinbogens anzusehen ist. Das Spritz-

¹⁾ Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der mit den viszeralen, resp. pharyngealen Zweigen des IX. und X. Hirnnerven parallelisierbare R. palatinus des Facialis der Anamnia dem N. petrosus superficialis major der Säugetiere entspricht. Dieser, ein reiner Schleimhautnerv, führt in der ganzen Vertebratenreihe keine motorischen Fasern des Facialis zum Ganglion sphenopalatinum, und ebensowenig gelangen auf dieser Bahn sensible Fasern zum Facialis. Der N. petr. superf. maj. ist einfach der Rest der sensorischen Portion des Facialis der Anamnia.

²⁾ Die Chorda tympani (N. alveolaris des Facialis) verläuft bei Selachiern, Ganoiden und Perennibranchiaten nicht in einem Knochenkanal des Unterkiefers, sondern medial neben dem Unterkiefer, dorsal vom M. intermandibularis posterior und anterior. Bei den übrigen Urodelen sowie bei den Reptilien wird die Chorda tympani in den Unterkieferknochen aufgenommen. Bei Anuren verläuft sie ventral von dem obengenannten Muskel und schießt durch ihn hindurch viele Äste zur Mundschleimhaut.

X. Hirnnerven hinsichtlich der Kiementaschen wieder begegnen werden.

Die mit einer ventralen Wurzel entspringende und in seinem Lauf sehr wechselnde Beziehungen zum Hyoidbogen zeigende hyomandibuläre Hauptportion (*Truncus hyomandibularis*) besteht nach Abzug der schon erwähnten *Mandibularis externus*-Elemente im wesentlichen aus motorischen Fasern, welche sich zu viszeralen Muskeln begeben (*Mm. constrictor superficialis*, *Depressor mandibulae*, *intermandibularis posterior* zum Teil (= Vorläufer des hinteren *Digastricus*bauches höherer Formen), *hyomandibularis*, Muskeln des Kiemendeckels etc.) (vergl. die Kopfmuskulatur).

Die wenigen sensiblen Zweige versorgen die Schleimhaut des Spritzloches, die vordere Pharynxwand, den Mundhöhlenboden und die Haut der Mandibulargegend.

Von den Amphibien und Reptilien an bahnen sich die für die Säugetiere, wie speziell für die Primaten, so charakteristischen Verhältnisse der Facialis Muskulatur an, welche endlich dazu führen, das Hauptkontingent des motorischen, dem branchialen Facialisgebiet der Fische und Amphibien entstammenden Facialisabschnittes in den Dienst der dem hyoidealen Bezirk zugehörigen, mimischen Muskulatur treten zu lassen. Zum Auftreten von komplizierten Geflechtbildungen aber kommt es phylogenetisch erst spät, und auch in gewissen Embryonalstadien des Menschen fehlen dieselben noch vollkommen. Außer den mimischen Muskeln werden bei den Säugern noch das *Platysma*, der *M. stylohyoideus*, der hintere Bauch des *Biventer* und der *M. stapedius* vom Facialis versorgt.

Um noch einmal auf den Sinnesnerven-Anteil des Facialis bei den Anamnia zurückzukommen, so ist zu bemerken, daß jenes ganze Nergebiet mit der Aufgabe des Wasserlebens und dem Schwund der betreffenden Hautsinnesorgane, d. h. mit der Vollendung der Larvenmetamorphose, einem nahezu gänzlichen Schwund anheimfällt, so daß also, wie ein Vergleich der beiden Figuren 167 A und B beweist, der Facialis der terrestrischen Tiere eine beträchtliche Beschränkung erfährt. Jenem verbleiben nur noch der *R. palatinus*, die wichtige Lagebeziehungen zum Mittelohr gewinnende *Chorda tympani* und der *Truncus hyomandibularis*.

Den Vögeln fehlt die *Chorda tympani* und wird funktionell durch den *N. glossopharyngeus* ersetzt.

Acusticus.

Dieser kräftige, an seinem Ursprung mit einem Ganglion versehene Nerv entspringt in engem Konnex mit dem Facialis und fällt mit der *Portio sensoria* des letzteren unter einen und denselben genetischen Gesichtspunkt, insofern die Annahme sehr nahe liegt, daß das Gehörorgan aus einem modifizierten Abschnitt von Hautsinnesorganen (s. diese) hervorgegangen ist. Bald nach seinem Ursprung teilt er sich in einen *R. cochlearis* und in einen *R. vestibularis*, von welchen ersterer zu der *Lagena* resp. *Cochlea*, letzterer zu den übrigen Abschnitten der inneren Teile des Gehörorganes geht.

Vagusgruppe.

Zu der, gemischte, d. h. motorische und sensible Elemente führenden Vagusgruppe rechnet man den Glossopharyngeus (IX), den Vagus (X) und den Accessorius (XI). Alle diese Nerven stehen in sehr nahen Beziehungen zueinander und können, insofern sich in ihrem Bereich weniger zahlreiche phylogenetische Umgestaltungen des Kopfes vollzogen haben, leichter unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht werden, als die bisher betrachteten Hirnnerven. Vieles weist darauf hin, daß IX und X aus einer Summe ursprünglich getrennter Nerven hervorgegangen zu denken sind. (Mehrwurzeliger Ursprung, metamere Anordnung der Äste im Bereich des Kopfdarmes!)

Bei Fischen, Dipnoërn und perennibranchiaten Amphibien verläßt der Glossopharyngeus den Schädel durch ein besonderes Loch, bei allen übrigen Vertebraten existiert eine für die gesamte Vagusgruppe gemeinsame Öffnung. Seine Hauptverbreitung erfolgt bei wasserlebenden Anamnia im Bereich der I. Kiemenspalte, wobei er einen stärkeren hinteren und schwächeren vorderen Ast erzeugt (R. post- und praebranchialis, s. R. post- und praetrematicus) (vergl. Fig. 167 A). Bei den übrigen Vertebraten verbreitet sich der Glossopharyngeus im Schlundkopf und Zungengebiet, außerdem aber schickt er in der Regel einen Verbindungsast zum Vagus, zum Ganglion oticum des III. Trigeminus (Jakobson'sche Anastomose) und geht auch Verbindungen mit dem Ganglion geniculi, bezw. mit dem R. palatinus des Facialis ein.

Ein weiterer Ast läuft nach vorne (oralwärts) und gelangt zur Schleimhaut des Gaumens, wo er nahe dem R. palatinus des Facialis dahinzieht.

Bei höheren Wirbeltieren geht ein starker Glossopharyngeus-Ast als Geschmacksnerv zur Zunge, Tonsille und Epiglottis, ein Verhalten, das übrigens bereits bei Dipnoërn angebahnt erscheint. Von den Beziehungen des IX. Hirnnerven zur branchialen Muskulatur wird beim Vagus die Rede sein.

Das Verbreitungsgebiet des Vagus ist ein außerordentlich großes; es beschränkt sich nicht allein auf den Kopf, sondern greift auch auf den Rumpf über. Folgende Organe kommen in Betracht: Pharynx (Rami pharyngei von IX und X) und Kiemenapparat (Rami prae- und posttrematici [vergl. den VII. und IX. Nerven]), der Kehlkopf, das Herz, die Lunge, die Schwimmblase, ein wechselnd großer Abschnitt des Darmkanals, der Ösophagus, der Magen und die übrigen Organe der Oberbauchgegend (Ramus intestinalis).

Bei terrestrischen Tieren tritt eine Reduktion im motorischen Gebiet der Branchialnerven ein; sie geht Hand in Hand mit einer Beschränkung der betreffenden Muskulatur, wie sich dies z. B. schon in der Reihe der Urodelen bemerklich macht.

Was nun den früher schon erwähnten sogenannten R. lateralis vagi betrifft, so gehört er, wie bereits betont wurde, ursprünglich nicht zum Vagus, sondern zum Seitennervensystem des Kopfes, mit welchem er gleichen centralen Ursprung

hat (Acustico-Facialis-Gruppe), und mit welchem er sogar direkt zusammenhängen kann (Protopterus). Der R. lateralis, welcher offenbar erst sekundär, d. h. durch Verschmelzung der beiden vorher getrennten Öffnungen am Schädel, einen gemeinsamen Austritt mit dem N. vagus gewonnen hat, und welcher an seinem Ursprung, an der Medulla oblongata, ein besonderes Ganglion besitzt, zieht, oft in mehrere Zweige zerfallend, nachdem er einen Ramus supratemporalis abgegeben hat, dem Rumpf entlang bis zur Schwanzspitze hinaus. (Vergl. die Hautsinnesorgane.)

Accessorius (Willisii).

Der N. accessorius W. ist schon bei Selachiern im Vagus, aus dessen letzten Wurzelfäden er entspringt, mitenthalten. Es handelt sich also um einen Vago-Accessorius, und der primitive phylogenetisch einheitliche Accessorius-Ursprung gehört nicht dem Rückenmark, sondern dem Gehirn an. Amphibien, Sauropsiden und Säuger stellen hinsichtlich ihres N. accessorius drei scharf gesonderte Typen dar. Jede Klasse steht den beiden anderen mit ganz charakteristischen Eigentümlichkeiten gegenüber, so daß von einer direkten Vergleichung keine Rede sein kann.

Ich beschränke mich deshalb nur auf folgende Angaben. Der primitive Nervus accessorius hat im Laufe der Stammesgeschichte bei höheren Wirbeltieren allmählich immer innigere Verbindungen einerseits mit dem Vagus, andererseits mit dem Cervicalmark gewonnen. Ob dabei der medullare, vorwiegend motorische Kern vom verlängerten Mark herabgewachsen, oder im Rückenmark selbst entstanden ist, läßt sich nicht entscheiden.

Der Accessorius der Säuger hat starke Lageverschiebungen und auch anderweitige Differenzierungen erfahren, und nur sein, aus dem Rückenmark stammender Abschnitt darf als Accessorius bezeichnet werden, während der cerebrale Teil zur Vagusgruppe zu rechnen ist. Nur letzterem, also dem Accessorius Vagi entspricht der gesamte N. accessorius der Reptilien und Vögel, und aus diesem Grunde würde der Name „N. accessorius“ für die beiden letztgenannten Gruppen überhaupt besser ganz gestrichen und dafür die Bezeichnung „spinaler Vagusanteil“ gesetzt.

Spino-occipitale Nerven und N. hypoglossus.

Unter den spino-occipitalen Nerven versteht man eine Gruppe, welche durch die Nervenwurzeln der Occipital-, resp. der vordersten Rumpfmyme repräsentiert wird und welche deshalb in nächster Beziehung zum N. hypoglossus steht, bzw. mit ihm teilweise sich deckt. Über die Spinalnatur der betreffenden Komponenten kann kein Zweifel bestehen, obgleich sie zum großen Teil im Bereich der Vagusgruppe liegen. Aus diesem Grunde wurden sie früher fälschlicherweise als „ventrale Vaguswurzeln“ beschrieben.

Bei Amphioxus und den Cyclostomen, bei welch letzteren, wie oben bemerkt, das knorpelige Cranium kaudalwärts mit der Labyrinthregion abschließt, sind sie entweder vom Cranium noch nicht assimiliert, oder noch nicht einmal von den Cerebralnerven

abgegrenzt. Man kann also hier eigentlich noch nicht von Occipitalnerven, sondern nur von Spinalnerven reden, welche dahin tendieren, Occipitalnerven zu werden. Dies ist nun bei den Selachiern und Amphibien wirklich eingetreten, insofern hier dem Cranium eine Anzahl, wenn auch in nachembryonaler Zeit nicht mehr getrennt nachweisbarer Wirbel, als Occipitalregion angegliedert wird. Man trifft also in diesem Fall eine wechselnde Anzahl (1—5) von intrakraniell liegenden, spino-occipitalen Nerven, die nunmehr als „occipitale Nerven“ bezeichnet werden können. Schon bei den Selachiern sind an ihnen Reduktionserscheinungen nachweisbar, die von vorn nach hinten fortschreiten.

Bei den Holocephalen, Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und Amnioten kommen zu diesen bereits vorhandenen spino-occipitalen Nerven noch weitere Spinalnerven hinzu, welche man als occipitale Nerven bezeichnet¹⁾.

Bei Gymnophionen, Urodelen und aglossen Anuren durchsetzt der I. Spinalnerv bei seinem Austritt den I. Wirbel, bei den übrigen Anuren dagegen ist derselbe verloren gegangen, legt sich aber da und dort noch ontogenetisch an. Der hinter dem Vagus, zwischen dem I. und II. Wirbel austretende Nerv entspricht hier dem II. Spinalnerven.

Von den Sauropsiden an verläßt der ventral-kaudal vom Vago-Accessorius liegende Hypoglossus den Schädel durch ein Loch, oder es sind mehrere besondere Öffnungen vorhanden. Er entspringt hier, wie bei den Säugetieren, mit drei Wurzeln, welche drei occipito-spinalen Nerven der Anamnia entsprechen.

Wie im spino-occipitalen Nervengebiet vieler Fische und der Dipnoër dorsale Wurzeln zugegen sein können, so gilt dies auch für den Hypoglossus der Sauropsiden und Mammalia, und zwar treten sie entweder nur vorübergehend (während der Ontogenese) oder dauernd in die Erscheinung. Sie können auch noch mit Ganglien versehen sein.

Der hierin sich aussprechende Reduktionsprozeß dorsaler Spinalnerven ist aber nicht etwa auf die Occipitalgegend beschränkt, sondern greift auch noch auf das Halsmark über, indem auch die dorsale Wurzel des I. Cervicalis bei vielen Säugern und dem Menschen rückgebildet, oder gar schon verschwunden sein kann. Auch auf den II. Cervikalnerven kann sich jener Reduktionsprozeß bereits ausdehnen, so z. B. beim Orang.

Bei Fischen senden der Hypoglossus, bzw. die ihm homodynamen ersten Spinalnerven Zweige zu den Muskeln des Rumpfes, des Bodens der Mundhöhle, an die Haut des Rückens und zum Plexus brachialis. Bei höheren Wirbeltieren innerviert der aus dem Cervicalgeflecht immer mehr sich differenzierende Hypoglossus die eigenen Muskeln der Zunge, nimmt in seine Bahn cervikale Elemente auf und erzeugt mit diesen den sogenannten Ramus descendens und die Ansa hypoglossi. Aus diesen Verbindungen entspringen Zweige zu den Mm. sternohyoidei.

¹⁾ Bei Amphibien, abgesehen von Ichthyophis, lassen sich jene occipitalen Nerven nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisen, und diese Tatsache, wie auch die Skelettverhältnisse der Occipitalgegend, weisen auf starke Rückbildungen, bzw. Verwischungen hin (vergl. das Kopfskelett).

Sympathicus.

Das sympathische Nervensystem, dessen Verbreitungsgebiet, wie schon früher erwähnt, hauptsächlich im Tractus intestinalis (im weitesten Sinne), im Gefäßsystem und in den drüsigen Organen des Körpers zu suchen ist, ist ein Abkömmling des spinalen Nervensystems, mit welchem es zeitlebens durch Verbindungsäste (Rami communicantes) in Verbindung bleibt.

Die Sympathicus-Ganglien, welche als Derivate der Anlagen der Spinalganglien aufzufassen sind, zeigen, wie letztere, ihrer Anlage nach eine streng segmentale Anordnung, die aber später durch sekundäre Wachstumsvorgänge eine Verwischung erfahren kann. Die einzelnen Sympathicus-Knoten enthalten typische Ganglienzellen¹⁾ und können miteinander durch Längskommissuren verbunden sein, woraus dann ein gegliederter, paariger, seitlich von der Aorta gelegener Strang entsteht, den man als **Grenzstrang des Sympathicus** (Truncus N. sympathici) bezeichnet. Von ihm strahlen unter reichlichen Plexusbildungen die Bahnen (Rami viscerales) aus zu den oben genannten Organsystemen. In den peripheren Geflechten finden sich allerorts viszerale Ganglien eingestreut, welche hinsichtlich ihrer Genese auf die Grenzstrangganglien zurückzuführen sind.

Der in seinem Verbreitungsgebiet eng an die arteriellen Bahnen sich anschließende und von ihnen in seinem Laufe wesentlich bestimmte Sympathicus beschränkt sich in seiner Lage nicht allein auf die Stammzone des Körpers, sondern er greift auch auf den Schädel über und steht dort mit einer Reihe von Gehirnnerven in ähnlichen Verbindungen, wie dies im Bereich des Rückenmarkes mit den Spinalganglien der Fall ist (vergl. die Gehirnnerven).

Während bei *Amphioxus* von einem sympathischen Nervensystem nichts bekannt ist, finden sich bei *Ammocoetes* und *Petromyzon* deutlich und gut entwickelte Ganglienzellen, welche sich an der seitlichen Körperwand mehr oder weniger spärlich den ventralen und dorsalen Ästen der Spinalnerven entlang verbreiten. Nur verhältnismäßig selten treten Gangliennester zur Seite der Aorta auf, häufiger an den Einmündungsstellen der Venae parietales in die Vv. cardinales. Auch im Bereiche des Schwanzes an der Vena caudalis und ihren Seitenästen lassen sie sich nachweisen. Allerorts verbinden sich diese Sympathicusganglien mit dem Suprarenalorgan (vergl. die Nebenniere).

¹⁾ In den embryonalen, noch undifferenzierten sympathischen Ganglien entwickelt sich noch eine zweite, kleinere Art zelliger Elemente, die wegen ihrer Reaktion auf chromsaure Salzlösungen als *chromaffine*, oder als *chromophile* Sympathicuszellen bezeichnet werden. Sie können mit ihrem Mutterboden zeitlebens in Konnex bleiben, oder aber denselben mehr oder weniger überschreiten, ohne dabei die Verbindung mit dem sympathischen System aufzugeben. So begegnet man ihnen in den allerverschiedensten Organen, wie z. B. in der Carotisdrüse (Steißdrüse), Hypophyse, an gewissen Stellen des Pankreas, in der Marksubstanz der Nebenniere etc., kurz, in allen Organen, die man als „Drüsen mit innerer Sekretion“ bezeichnet. Ich werde später noch einmal darauf zurückkommen (vergl. das Kapitel über die Nebenniere).

Bei Selachiern zeigt das sympathische Nervensystem schon eine höhere Entwicklungsstufe, doch existiert kein Kopfteil des Sympathicus, und ein Grenzstrang ist noch nicht ausgebildet.

Teleostier dagegen besitzen bereits einen vom Trigemino-Facialis-System entspringenden, wohlausgebildeten, drei Ganglien umfassenden Kopfteil des Sympathicus, und auch im Rumpfe und Schwanzabschnitte zeigt sich der Nerv mit seiner, oft durch Querkommissuren verbundenen Ganglienkette wohl entwickelt. So kann man bei allen Vertretern dieser Gruppe zwei in der Längsrichtung verlaufende, rostral-caudalwärts allmählich konvergierende Grenzstränge unterscheiden, und ein ähnliches Verhalten ist auch bei den Dipnoërn zu konstatieren. Hier verlaufen die Längsstämme im Bereich der Chorda dorsalis und der Aorta, eine Verbindung mit Kranialnerven ist aber bis jetzt nicht nachgewiesen. Da und dort eingestreute Nervenknotten stehen in engen Beziehungen zu den Inter-costalarterien und zu den Suprarenalorganen (s. diese).

Bei Amphibien erreicht das sympathische Nervensystem bereits eine hohe Stufe der Ausbildung, und dies gilt in gleicher Weise für Anuren wie für Urodelen und Gymnophionen.

Speziell bei den Urodelen kann man zwei verschiedene Typen des sympathischen Nervensystems unterscheiden, nämlich den Salamandrin- und Ichthyoden-Typus. Der erstere ist der einfachere und erinnert ein wenig an denjenigen der Anuren. Man kann einen der Aorta entlang sich erstreckenden, teils faserigen, teils zelligen Rumpfteil sowie einen Schwanzteil deutlich unterscheiden. Der Rumpfteil, welcher zahlreiche Anastomosen mit Spinalnerven erzeugt und außerordentlich innige Lagebeziehungen zu den Nebennieren, sowie zu den Venen des Bauches (Vv. cava inferior, azygos renales revehentes) zeigt (die letzteren werden da und dort oft geradezu scheidenartig umgeben), setzt sich nach vorne bis zum I. Spinalnerven fort, taucht aber, auf den Kopf sich fortsetzend, schlingenbildend in der Bahn der Hirnnerven wieder auf, um schließlich im Ganglion ciliare apikalwärts zu endigen.

Bei den Sauropsiden ist die cervikale Portion des Grenzstranges gewöhnlich doppelt, und der eine Ast folgt innerhalb der durchbohrten Querfortsätze der Halswirbel der Arteria vertebralis im Laufe. Bei allen übrigen Vertebraten liegt der ganze Grenzstrang teils ventral, teils lateral von der Wirbelsäule, bzw. auf den Vertebralenden der Rippen.

Was speziell die Säugetiere anbelangt, so kann der Hals-Grenzstrang gut differenziert sein, wie z. B. beim Menschen, oder — und dies gilt für die weitaus meisten Fälle — bleibt derselbe dem Vagus mehr oder weniger enge angeschlossen, so daß beide Nerven bis zum Brusteingange herab oft gar nicht voneinander zu trennen sind und das Ganglion supremum des Sympathicus und das Ganglion vagi noch eine einheitliche Masse darstellen. Dazu kommt, daß das Ganglion symp. inferius häufig mit dem ersten Ganglion thoracicum verschmilzt.

Vom oberen Ganglion aus nimmt der Sympathicus auf dem Weg der Carotis cerebralis seinen Weg in das Schädelinnere und geht hier Beziehungen zu den Hirnnerven, wie vor allem zum V., IX. und X.

ein („Kopfteil des Sympathicus“). Außerdem begeben sich von dem oberen Ganglion aus zahlreiche Äste zum Hypoglossus, zu den oberen Cervikalnerven, zum Pharynx und Larynx etc.

Rückblick.

Das dem äußeren Keimblatte entstammende Nervensystem betätigt sein erstes Auftreten am werdenden Wirbeltierkörper durch eine, in der Längsachse desselben verlaufende Furche oder Rinne (Neuralrinne). Dieselbe liegt dorsal, genau in der Medianlinie und verwandelt sich allmählich in eine Röhre (Neural- oder Medullar-röhre), deren Lumen später zu den Ventrikeln des Gehirns, resp. zum Centralkanal des Rückenmarkes wird. Schon in sehr frühen Embryonalstadien differenzieren sich in der Substanz der Medullar-röhre 1. Stütz- und Kittzellen und 2. Nervenzellen, und bald darauf lassen sich an der Nervenröhre ein stärkerer vorderer und ein schlanker hinterer Abschnitt unterscheiden. Aus ersterem Abschnitt, der sich später in eine Anzahl von Bläschen gliedert, geht das Gehirn, aus letzterem das Rückenmark hervor. Beide zusammen gehen also die Grundlage ab für das zentrale Nervensystem.

Dem centralen Nervensysteme stellt man das periphere Nervensystem gegenüber, welches wieder in zwei Unterabteilungen, in das spinale (resp. cerebro-spinale und cerebrale), sowie in das sympathische System zerfällt. Beide verdanken ihren Ursprung dem centralen System, aus dem sie erst sekundär (teils direkt, teils indirekt) hervorsprossen, und mit welchem sie durch centripetal (sensible) und centrifugal leitende (motorische Bahnen) in Verbindung stehen.

Es existieren gewichtige Anhaltspunkte dafür, daß sich das centrale Nervensystem aus einer gegliederten Urform der Vertebraten im Laufe der Stammesgeschichte herausentwickelt hat.

Das ursprünglich gleichmäßig gestaltete Rückenmark kann, zumal bei höheren Typen, wie bei Säugern, an den Abgangsstellen der Extremitätennerven Anschwellungen erfahren, zeigt aber in seinem übrigen Bau, wie z. B. in der histologischen Struktur, dem Zerfall in verschiedene Stränge etc., durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch ein ziemlich gleichmäßiges Verhalten.

Dadurch steht es in scharfem Gegensatz zum Gehirn, das, wenn auch überall nach einheitlichem Grundplan konstruiert, doch in der Reihe der Wirbeltiere die allermannigfachsten Verschiedenheiten in seinem weiteren Ausbau erkennen läßt. Ich will hier nur noch einmal an den epithelialen Charakter des Hirnmantels der Teleostier und Knochenganoiden und dann wieder an die höchste Entwicklungsstufe desselben beim Menschen erinnern und ferner die außerordentlich großen Verschiedenheiten hervorheben, welche das Hinter-(Klein-) und Mittelhirn bei den einzelnen Gruppen der Vertebraten erkennen lassen.

Während das Teleostier- und Knochenganoidenhirn einen Typus für sich darstellen, bahnen sich bei den Selachiern und Sturionen bereits Verhältnisse an, die zu den Dipnoern hinleiten, und diese hinwiederum haben gewisse Beziehungen zu den Amphibien, die einen besonderen Typus repräsentieren.

Auch das Sauropsiden- und Säugerhirn zeigt je für sich wieder eine besondere, in sich bis zu einem gewissen Grade wenigstens abgeschlossene Entwicklungsform. Dies macht sich beim Gehirn der Säugetiere in ganz besonderer Weise bemerklich, da hier, ganz abgesehen von dem gewaltigen Überwiegen der Hemisphären und deren Lagebeziehungen zu den übrigen Hirnteilen, fast ganz unvermittelt hochwichtige neue Erwerbungen in die Erscheinung treten, wie der Balken, das Gewölbe, der Pons, die Gyri und Sulci; dasselbe gilt auch für die direkten cortico-medullaren Bahnen. Während sich hierin ein gewaltiger Fortschritt ausprägt, treten andere Hirnabschnitte, die bei niederen Vertebraten durch massige Entwicklung eine hervorragende Stellung eingenommen hatten, quantitativ wieder mehr in den Hintergrund, wie z. B. das Mittelhirn und die Medulla oblongata. Dahin gehören auch jene eigentümlichen, am Dach und am Boden des Zwischenhirns liegenden Gebilde, der Pinealapparat und die Hypophyse.

Die Hüllmembranen des centralen Nervensystems sind die Dura und die Pia mater, welch' letztere, unter Beteiligung des Ependymgewebes, zur Bildung der mit der Abscheidung der Ventrikelflüssigkeit betrauten Adergeflechte führen kann.

Die Dura mater hat zum Teil die Bedeutung eines inneren Periostrs, bezw. eines Perichondriums der betreffenden Skeletteile; die Pia mater dagegen dient für das Gehirn selbst als ernährende Gefäßhaut. Bei höheren Vertebraten differenziert sich letztere noch in eine zweite Schicht, die man als Arachnoidea bezeichnet. Sie besteht aus einem zarten, maschigen, von Epithelien ausgekleideten Gewebe, welches den pericerebralen, resp. perimedullaren Lymphraum durchsetzt. Alle Hüllmembranen des centralen Nervensystems sind als Differenzierungen einer ursprünglich indifferenten, einheitlichen, zwischen den nervösen Centralorganen und den umgebenden Skeletteilen gelegenen Bindegewebsschicht (*Meninx primitiva*) zu betrachten.

Was nun die aus dem centralen Nervensystem entspringenden Nerven betrifft, so zerfallen sie nicht nur aus topographischen, sondern auch aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen in die zwei großen Abteilungen der spinalen oder Rückenmarksnerven und der cerebralen oder Gehirnnerven. Bei den letzteren hat man in der Occipitalregion ein Übergangsgebiet zu unterscheiden, welches allmählich zu den Spinalnerven im engeren Sinne hinüberführt.

Während die eigentlichen Hirnnerven in mancher Hinsicht an die Spinalnerven erinnern, zeigen sie andererseits, sowohl was ihre Lagebeziehungen, als auch ihre Genese, bei welcher ektodermale Zuschüsse (Plakoden) eine Rolle spielen, anbelangt, eine Reihe von so spezifischen Eigentümlichkeiten, daß sie den Spinalnerven gegenüber eine Sonderstellung einnehmen.

Wenn auch der Wirbeltierkopf phylogenetisch aus dem vordersten Rumpfabschnitte hervorgegangen ist, so erfuhr er doch schon sehr frühe eine Reihe tiefeingreifender Modifikationen, bei deren Beurteilung folgende Gesichtspunkte maßgebend sind.

Vor allem war es das vordere Ende des centralen Nervensystems selbst, welches infolge der im Bereich des Kopfes auftretenden höheren Sinnesorgane eine bedeutende Umbildung erlitt und, wie die Ontogenie heute noch zeigt, den ursprünglich mehr spinalen Charakter ab-

streifend, sich allmählich zu einem Gehirn differenzierte. Infolge davon ist eine direkte Parallelisierung desselben mit dem Rückenmarke a priori unmöglich, und es liegt schon dadurch der Gedanke an eine Verschiedenheit im Verhalten der Nervenursprünge sehr nahe. Diese Annahme gewinnt noch an Wahrscheinlichkeit in Erwägung des den ganzen Aufbau des Schädels tief beeinflussenden, an das Visceralskelett gebundenen Respirationsapparates und der durchbrechenden Mundöffnung, wodurch große Veränderungen angebahnt wurden.

Kurz, alle diese Faktoren wirken zusammen, um sehr bedeutende morphologische Verschiedenheiten zwischen Gehirn- und Rückenmarksnerven anzubahnen und durchzuführen. Dies gilt nicht minder für den sogenannten Nervus opticus und olfactorius, welche überhaupt keine Parallelisierung mit den übrigen Kopfnerven erlauben, sondern für sich wieder unter einen ganz anderen genetischen Gesichtspunkt fallen.

Eine Sonderstellung nimmt ferner das sympathische System ein, insofern es, erst sekundär entstehend, als ein Abkömmling des spinalen Nervensystems und speziell der Spinalganglien erscheint. Es ist bei höheren Formen in zwei großen, seitlich von der Wirbelsäule liegenden ganglienreichen Längsstämmen angeordnet, von denen zahlreiche Äste zu den Eingeweiden, zu den Blutgefäßen und zu den Drüsen, also zu lauter Organen ausstrahlen, welche dem Willen nicht unterworfen sind. Bei den niedersten Vertebraten noch wenig deutlich vom spinalen System differenziert, bildet es sich bei höheren Formen selbständiger heraus und gelangt zu immer höherer physiologischer Bedeutung.

Eine besondere Stellung nehmen die sogenannten chromaffinen Nervenzellen des sympathischen Systems ein. Sie treten teils in den Dienst anderer Organe, teils differenzieren sie sich zu Apparaten selbständiger Art. In beiden Fällen kommt ihnen zweifellos eine hohe physiologische Bedeutung zu.

III. Sinnesorgane.

Die spezifischen Elemente der Sinnesorgane nehmen, wie das gesamte Nervensystem, ihren Ursprung aus dem äußeren, die Beziehungen des Organismus mit der Umgebung vermittelnden Keimblatt, dem „Sinnesblatt“. Sie sind also epithelialer Herkunft und setzen sich durch Nervenfasern mit dem centralen Nervensystem, woselbst die Sinneseindrücke zum Bewußtsein kommen, sekundär in Verbindung¹⁾. Auch das Mesoderm kann sich beim Aufbau der Sinnesorgane beteiligen: es liefert teils schützende Hüllmassen und leitende Kanäle, teils bewegende und ernährende Elemente, d. h. Muskeln, Blut- und Lymphbahnen.

Im Laufe der Phylogenese hat sich ein Teil der ursprünglich, d. h. phylogenetisch und ontogenetisch, im Bereich der Haut und zugleich noch in nächster Verbindung mit dem Centralapparat liegenden Sinnesapparate zu **Sinnesorganen höherer Ordnung** (im physio-

¹⁾ Diese Regel erfährt, wie später gezeigt werden soll, eine gewisse Modifikation beim Sehorgan.

logischen Sinne) entwickelt. Dies gilt z. B. für das Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan.

Diesen in ihrer Lage an den Kopf gebundenen und daselbst, mit Ausnahme des Geschmackssinnes, in „Sinneskapseln“, d. h. in Abkömmlingen des mittleren Keimblattes, eingeschlossenen Sinnesorganen stellt man eine zweite Gruppe von Sinnesorganen gegenüber, die sogenannten **Hautsinnesorgane**. Sie dienen zur Vermittelung des Tast-, Druck- und Temperaturgefühls¹⁾. Neben den hierbei in Betracht kommenden freien, durch die ganze Wirbeltierreihe weit verbreiteten Nervenendigungen in der Haut, existieren noch mannigfache Einrichtungen, bei welchen es sich um spezifische Zellformen, d. h. um Sinneszellen handelt. Diese können wieder von Isolations-, resp. Stützzellen umgeben sein, welche letztere ebenfalls ektodermalen Ursprunges sind (vergl. die Ependym- und Gliazellen des Centralnervensystems).

Bei den Hautsinnesorganen der wasserbewohnenden Anamnia trifft man regelmäßig stabförmige, keulen- oder birnförmige Sinneszellen. Dasselbe gilt für alle höheren Sinnesapparate und dies ist deshalb sehr bemerkenswert, weil hier wie dort das umgebende Medium ein feuchtes ist.

Wird das Wasserleben aufgegeben, so trocknen die obersten Epidermislagen (vergl. die Amphibien) aus, und die Hautsinnesorgane rücken unter gleichzeitiger Formänderung in die Tiefe. Auf Grund dieses Verhaltens wird man bei höheren Vertebraten, d. h. von den Reptilien an aufwärts, andere Hautsinnesorgane erwarten dürfen, und diese Erwartung bestätigt sich denn auch in der Tat.

Hautsinn.

Organe mit stabchenförmigen Zellen bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien.

a) Nervenbügel.

Fische und Amphibien.

Bei Amphioxus existieren stab- oder birnförmige Zellen in der Epidermis, und zwar besonders in der vorderen Körpergegend; jede derselben ist an ihrem freien Ende mit einem haarähnlichen Fortsatze und proximalwärts mit einem Nerven versehen. Die Verteilung jener Zellen am Körper ist keine regelmäßige, aber an gewissen Stellen, wie z. B. in der Mundgegend, sowie in der Umgebung der Cirrhen sind sie zu Gruppen angeordnet.

Es ist zweifelhaft, ob von einem direkten Anschlusse jener noch auf tiefer Stufe stehender Organe an die unter dem Namen der Nervenbügel und Nervenknospen bekannten Hautsinnesapparate der übrigen Fische die Rede sein kann. Immerhin aber ist die Tatsache bemerkenswert, daß auch die eben genannten Apparate ontogenetisch stets mit der Bildung einer einzigen Epithelzelle einsetzen, aus deren Teilung dann die folgenden Sinneszellen hervor-

¹⁾ Sicher bewiesen ist, daß die Haut auch gegen Licht empfindlich ist, und zwar handelt es sich dabei um die in ihnen ausstrahlenden letzten Enden der Spinalnerven.

gehen. Es handelt sich dabei um central und peripher liegende Zellen, welche zusammen eine hügelartige Vorrangung bilden; die centralen Zellen sind von einem zarten Netzwerke von Nervenfasern umgeben, und jede von ihnen trägt an ihrem freien Ende ein steifes kutikulares Haar. Dies sind die eigentlichen Sinneszellen, während die peripher liegenden, in Form eines Kohlenmeilers angeordneten Zellen, eine iso, lierende, stützende, schützende und schleimsezernierende Funktion haben. Bei Dipnoërn, sowie bei wasserlebenden Amphibien und Amphibienlarven, wo sie eine schärfere räumliche Abgrenzung erfahren, behalten jene Organe zeitlebens ihre periphere, freie Lage im Bereich der Epidermis bei¹⁾, bei Fischen dagegen können sie in nachembryonaler Zeit in Rinnen oder auch in vollständige, oft sehr reich verzweigte Kanäle eingeschlossen werden (Ganoiden, Teleostier), die entweder nur von der wuchernden Epidermis oder, was viel häufiger der Fall ist, durch

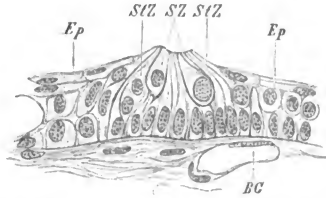


Fig. 169. Senkrechter Schnitt durch die Haut mit einem Hautsinnesorgan aus der Seitenlinie einer Larve von *Triton tarnatus* von 3 cm Länge. Nach F. Maurer. BG Blutgefäß, Ep, Ep an das Sinnesorgan angrenzende Epidermis, SZ Sinneszellen, StZ Stützzellen.



Fig. 170. Verteilung der Seitenorgane einer Salamunderlarve. Nach Malbranc.

Schuppen und Kopfknochen, welche sich von Stelle zu Stelle nach außen öffnen, gebildet werden²⁾).

Die Verteilung dieser Sinnesapparate, für welche ein das ganze Leben dauernder Regenerationsprozeß zu konstatieren ist, erstreckt sich über den gesamten Körper; doch lassen sich im allgemeinen gewisse, mit großer Konstanz auftretende Hauptzüge unterscheiden.

¹⁾ Zu Zeiten, wo die Amphibien das Wasserleben aufgeben (Larvenmetamorphose), sinken die betr. Sinnesorgane in die tieferen Lagen der Haut herab, werden dadurch, daß die Epidermis über ihnen zusammenwächst, von der Außenwelt abgeschlossen und gehen eine Rückbildung ein. Während sie nun bei allen Anuren und gewissen caudocibranchiaten Amphibien gänzlich zugrunde gehen, bleiben sie bei anderen Urodelen (*Salamandrina*, *Amblystoma*, *Triton*) das ganze Leben erhalten und kehren, wenn die betr. Tiere das Wasser aufsuchen, wieder an die Oberfläche zurück. Immerhin handelt es sich hierbei auch noch um eine Neubildung von Organen.

²⁾ Dies gilt z. B. für Rochen und Ganoiden, wo freistehende Hügel überhaupt fehlen (Fig. 172). Auch bei Selachiern spielen sie nur eine untergeordnete Rolle. So kann also das Mesoderm bereits auch am Aufbau „niederer Sinnesorgane“ partizipieren.

Dies gilt z. B. für den reichlich damit ausgestatteten Kopf, wo der Verlauf in der Regel so erfolgt, wie dies in der Figur 169 und auf

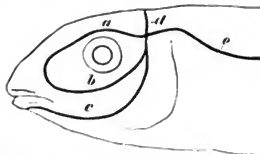


Fig. 171. Verteilung des Seitenkanalsystems bei Fischen. Schema. *a* supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug.

Figur 167 A durch die rot angegebenen Facialisbahnen dargestellt ist; von hier aus setzen sich die Organe, ohne daß eine metamere Anlage zu konstatieren ist, durch nervöse Längskommisuren untereinander verbunden, in einer oder in mehreren „Seitenlinien“ längs der Flanken des Körpers nach hinten bis zur Schwanzflosse fort (Fig. 170). Diesem Umstand verdanken sie den Namen der „Seitenorgane“. Wie bei der Lehre von den Hirnnerven bereits mitgeteilt wurde, handelt es

sich bezüglich ihrer Versorgung um das, eine morphologische Sonderstellung einnehmende laterale System, des Facialis, Glosso-

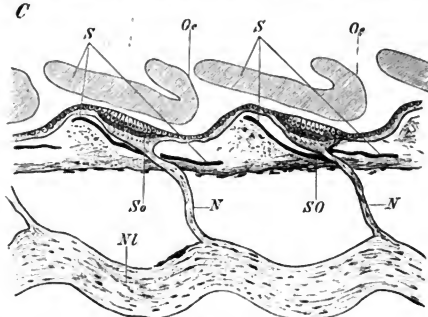


Fig. 172. Senkrechter Schnitt durch den Canalis lateralis von *Amia calva*. Nach Allis. Die Schuppen sind in der Darstellung einfacher behandelt, als in der Originalfigur. *N* Nerv des Sinnesorgans, *NL* Stamm des Nervus lateralis, *Oc* Öffnungen, durch welche der Seitenkanal mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht, *S*, *S* Schuppen, *So*, *So* zwei in den Seitenkanal verlagerte Hautsinnesorgane.

pharyngeus und Vagus, also um Nerven, welche in dieselbe Kategorie wie der Nervus acusticus gehören und welche alle zusammen aus demselben Centrum entspringen¹⁾.

1) Besondere Modifikationen der Nervenhügel repräsentieren in der Gruppe der Rochen (*Torpedo*) die **Savi'schen Bläschen**, bei Ganoiden die **Nervensäckchen** und bei Selachiern die **Ampullen** oder **Gallertröhren**. Alle drei sind auf den Kopf und den vorderen Rumpfteil beschränkt und sitzen am reichlichsten an der Schnauze. Sie entstehen aus einer Verdickung und späteren Einstülpung der Epidermis, auf deren Grund sich die Neuro-Epithelien differenzieren. Während die Organe der Ganoiden die einfache Sackform beibehalten, und die Savi'schen Bläschen von der äußeren Haut gänzlich abgeschlossen sind, stellen die Gallertröhren kleine Gebilde dar, welche, zu Büscheln gruppenweise vereinigt, am ihrem Grund, unter Bildung einer oder mehrerer Ausbuchtungen („Ampullen“), sich erweitern.

Was die Funktion der Nervenbügel anbelangt, so läßt sich mit voller Sicherheit darüber nichts behaupten. Jedenfalls sind sie uralte Sinnesorgane, denn man hat ihre Spuren bereits bei den Selachiern des Jura, ja sogar schon bei den devonischen Cephalaspidae und Pteraspidae nachgewiesen. Sicherlich spielten und spielen heute noch jene Organe bei der Perception der im umgebenden Wasser vor sich gehenden Erschütterungen (Wellenbewegungen) eine große Rolle und dienen so zur Orientierung. Licht, Temperaturunterschiede und chemische Beschaffenheit des Wassers sind ohne Einfluß auf dieselben. Sie stehen in genetischen Beziehungen zum Gehörorgan (vergl. dieses).

b) Endknospen und Geschmacksorgane.

Ob Endknospen und Nervenbügel genetisch miteinander in Verbindung stehen, muß als eine offene Frage betrachtet werden, denn wenn auch zwischen beiden die allerverschiedensten Übergangsstufen bestehen, so darf doch die wichtige Tatsache nicht außer acht gelassen werden, daß beide aus ganz verschiedenen Nervenquellen versorgt werden. Die Nervenbügel gehören nämlich, wie bereits erwähnt, in das Acustico-Lateralis-System, die Endknospen dagegen in den Bereich des Nervus facialis, glossopharyngeus und vagus. Diese Differenz würde auch auf einen prinzipiell verschiedenen Funktionswert beider Organe schließen lassen.

Im Gegensatz zu den Nervenbügeln, welche das Bestreben zeigen, sich nach der Tiefe zurückzuziehen, ragen die Endknospen meist kuppenartig über das Niveau der Epidermis hervor. Sie besitzen geringere Formverschiedenheiten als jene, zeigen aber sonst im Bau viel Übereinstimmendes, d. h. man kann auch hier die centrale Zone der Neuro-Epithelien und außen den Mantelteil unterscheiden. Während aber die borstentragenden, centralen Neuro-Epithelien der Nervenbügel kürzer sind, als die Mantelzellen, zeigen sie bei den Endknospen eine den Mantelzellen vollkommen gleiche Länge, d. h. sie erstrecken sich durch das ganze Organ hindurch.

Fische. Bei Petromyzonten und den meisten Selachiern noch auf einer primitiven Entwicklungsstufe stehend, spielen die Endknospen bei Ganoiden und Teleostiern in voller Ausbildung die Hauptrolle und sind in regelloser Anordnung über den ganzen Körper verbreitet. Am zahlreichsten finden sie sich an den Flossen, den Lippen, Lippenfalten, Barteln und in der Mundhöhle bis in den Schlundanfang hinunter.

Jene Lagebeziehungen sind sehr bemerkenswert, denn von den **Dipnoern** und **Amphibien** an, durch alle höheren Tierklassen hindurch, beschränken sich die Endknospen auf die Mund-, Rachen- und Nasenhöhle und kommen außerhalb dieser Kavitäten nicht mehr vor. So sitzen sie bei Amphibien als rundliche Papillen auf der Schleimhaut der Zunge und des Gaumens und an den Kiefferrändern. Bei **Reptilien** und **Vögeln** beschränken sie sich, als **Geschmacksorgane** fungierend, in ihrem Vorkommen auf die nicht verhornten Be-

zirke der Mundhöhle des Rachens und des Schlundes, d. h. auf solche Regionen, welche sich durch ihren Drüsenreichtum und eine weiche Schleimhaut auszeichnen. Die verhornte Zunge bleibt von ihnen frei.

Was endlich die **Säugetiere** betrifft, so finden sich hier die Geschmacksorgane am zahlreichsten auf der Zunge. Man begegnet ihnen übrigens auch noch am weichen Gaumen und im Rachen, weit hinab bis in den Kehlkopfengang hinein.

Auf der Zunge zeigen sie sich an die formell sehr verschiedenen *Papillae vallatae* und *fungiformes*, sowie an die seitlich am hinteren Zungenrand sitzende *Papilla foliata* gebunden.¹⁾

So sind also die spezifischen Hautsinnesorgane wasserlebender Wirbeltiere mit dem terrestrischen Leben noch nicht völlig verschwunden, sondern setzen sich, was die eine Abteilung derselben, die Endknospen betrifft, unter gewissen Bedingungen (feuchtes Medium) bis in die Reihe der Säugetiere hinauf fort. Ob damit eine Änderung ihrer physiologischen Leistung eintritt, oder ob ein Rückschluß auf die Leistung der formell sich gleich verhaltenden, noch im Bereich des Integumentes sitzenden Hautsinnesorgane in dem Sinne erlaubt ist, daß auch einer Abteilung der letzteren eine der Geschmacksempfindung ähnliche Funktion zukommt, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls sind die oben erwähnten Innervationsverhältnisse sehr bemerkenswert.

c) Tastzellen und Tastkörperchen.

(Terminale Ganglienzellen.)

Bei den Tastzellen und Tastkörperchen ist jede direkte Kommunikation mit der Oberfläche der Epidermis auszuschließen, und es handelt sich um keine Stützzellen mehr.

Zum erstenmal begegnen wir zu Gruppen („Flecken“) vereinigten „Tastzellen“ bei **ungeschwänzten Amphibien**, wo sie, zum Teil auf kleinen Wärzchen stehend, über die Haut des ganzen Körpers verbreitet sind (Fig. 173). Bei **Reptilien** liegen sie vorzugsweise im Bereich des Kopfes, an den Lippen, der Wangengegend und an der Schnauze, doch können sie, wie z. B. bei Blindschleichen, Schlangen, Embryonen und jungen Exemplaren von Krokodilen, auch über den ganzen Körper verbreitet sein, wobei sie dann auf den Schuppen in verschiedener, häufig symmetrischer Weise angeordnet sind. Bei **Vögeln** sind die Tastzellen auf die Mundhöhle (Zunge) und den Schnabel („Wachshaut“) beschränkt; bei beiden aber handelt es sich nicht mehr, wie bei Reptilien, um „Tastflecke“, sondern die Elemente treten schon viel enger zusammen und bilden förmliche Pakete, d. h. „Tastkörperchen“. Dieselben sind von einer kernführenden, bindegewebigen Hülle umgeben, und diese schickt Scheide-

¹⁾ Bei Cetaceen haben sich die Geschmacksorgane unter dem Einfluß des Wasserlebens zurückgebildet. Auf ihre frühere Existenz weisen noch grubenförmige Vertiefungen auf der Zunge zurück, deren Anordnung genau derjenigen der *Papillae vallatae* der übrigen Säugetiere entspricht.

wände ins Innere, wodurch die einzelnen Tastzellen voneinander teilweise abgekammert werden. Eine Modifikation der Tastkörperchen



Fig. 173.

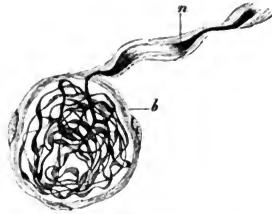


Fig. 175.

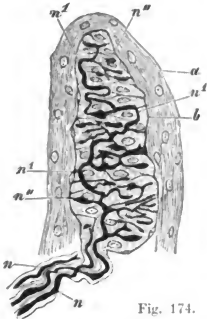


Fig. 174.

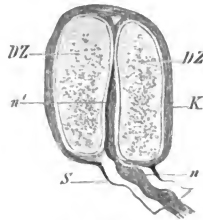


Fig. 176.

Fig. 173. Ein Tastfleck aus der Haut des Frosches, mit Zugrundelegung einer Figur Merckels. *a*, *a* Neuroepithelien, *b* Epidermis, *N* zutretender Nerv, der bei *N'* seine Markscheide verliert.

Fig. 174. Hautpapille aus den Fingern der menschlichen Hand mit Tastkörperchen (Meißner'sches Körperchen). Nach M. Lawdowski. (Behandlung mit Goldchlorid, reduziert in Ameisensäure). *a* Faseriges Hüllgewebe mit Zellen, *b* Tastkörperchen mit seinen Zellen, *n* die eintretenden Nervenfasern, *n'* der weitere Verlauf der Nerven in ihren Windungen und Krümmungen, *n''* Terminalzweige der Nervenfasern mit keulenförmigen Endigungen.

Fig. 175. Endkörperchen (Corpusculum bulboides) [Krause'sches Körperchen (aus dem Rundteile der Conjunctiva bulbi des Menschen)]. Nach A. S. Dogiel. *b* Bindegewebige, kernführende Außenhülle. *n* Markhaltige Nervenfasern, deren Achsenzylinder in einen dichten Endknäuel übergeht.

Fig. 176. Querschnitt durch ein Grandry'sches Körperchen aus der Wachsahaut des Entenschnabels. Nach J. Carrière. *n* der Nerv, welcher an die Kapsel *K* herantritt und seine Scheide *S* an letztere abgibt. Der Nerv tritt zwischen die zwei Deckzellen *DZ*, *DZ* und verbreitert sich bei *n'* zur Tastplatte *n'*. Die auffallende Verdünnung des Achsenzylinders vor dem Eintritt in die Kapsel rührt wohl davon her, daß ein Teil der letzten Windung des geschlingelten Nerven durch den vorhergehenden Schnitt abgetrennt wurde.

sind die ebenfalls im Vogelschnabel vorkommenden Grandry'schen Körperchen. (Das Nähere darüber ist aus Fig. 174 und 176 zu sehen.)

Bei **Säugetieren** liegen die Tastzellen entweder isoliert, wie z. B. an unbehaarten Körperteilen, oder es handelt sich um ovale, aus einer mehrschichtigen, kernführenden Hülle gebildete Körperchen, in die ein Nerv eintritt, um sich darin knäuelartig aufzuwickeln und in einer oder mehreren terminalen Ganglienzellen zu endigen¹⁾ (Fig. 175).

Bei **Säugetieren** der verschiedensten Ordnungen, sowie auch beim Menschen finden sich im Bereich der behaarten Haut zirkumskripte, stark innervierte Bezirke, welche als der Sitz besonderer Nerven-

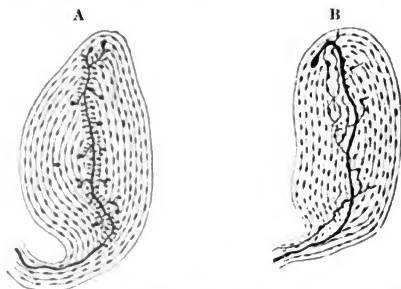


Fig. 177. A Pacini'sches Körperchen (Kolbenkörperchen) des Mesorektums eines zwei Tage alten Kätzchens. Nervengeflecht um die Hauptfaser. B Pacini'sches Körperchen (Kolbenkörperchen) des Mesorektums eines drei Tage alten Kätzchens. Knopfförmige Sprossen am Nervenfaserstamm und an den Endknöpfchen. Beide Figuren nach Guido Sala.

endorgane (Sinnesapparate) anzusehen sind. Sie erinnern in mancher Beziehung an die Tastflecken der Reptilien und sind wohl als von diesen auf die Vorfahren der heutigen Wirbeltiere vererbt zu betrachten. Sie bestehen aus einer Kappe verdickten, eigenartig modifizierten Epithels, sowie aus einer Kutispapille und werden als Haarscheiben bezeichnet. Diese befinden sich beim Menschen dicht neben den Haaren und bilden rundliche, 1 mm und mehr messende Gebilde, welche im spitzen Winkel zwischen freiem Haarschaft und der Hautoberfläche liegen.

Im stumpfen Winkel zwischen Haarschaft und Hautoberfläche, genau der Haarscheibe gegenüber, liegt beim Menschen ein anderes, deutlich begrenztes, glattes Hautfeld, welches als Schuppenrudi-

¹⁾ Die Tastkörperchen der Säugetiere sind am einfachsten an der Glans penis et clitoridis gebaut. Ob sie an behaarten Stellen vorkommen, ist zweifelhaft; sicher ist aber, daß die Haare, und namentlich die Tastborsten, durch reichliche Versorgung mit Nerven zu vorzüglichen Sinnesorganen sich gestalten. Dies gilt z. B. in hervorragender Weise für die Flughaut und die Ohren der Fledermäuse.

Am zahlreichsten und zugleich am schönsten entwickelt finden sich die Tastkörperchen an der Volar- und Plantarfläche der Hände und Füße, an der Kornea und an der Nase (Rüssel). Zu ganz außerordentlicher Entwicklung gelangen sie an der Maulwurfschnauze.

ment zu deuten ist. Haarscheiben und Schuppenrudimente konstituieren zusammen mit den bisher bekannten Anhangsorganen des Haarfollikels (Drüsen, Muskeln, Nerven, Gefäßen etc.) ein wohldefiniertes Gebiet, den sogenannten „Haarbezirk“, und dieser ist wahrscheinlich das morphologische Äquivalent der Reptilienschuppe.

d) Kolbenkörperchen.

Corpuscula lamellosa (Vateri, Pacini).

Bei Fischen und Amphibien kennt man keine Kolbenkörperchen, dagegen sind sie bei Lacertiliern, Seinken und Ophidiern nachgewiesen und besitzen hier noch eine sehr einfache Struktur. Bei höherer Ausbildung findet sich im Innern jedes Kolbenkörperchens das von mehrfach geschichteten Lamellen umgebene Nervenende, an welchem man entweder knospenartige Sprossen oder Geflechthildungen unterscheiden kann, welche letztere wieder einen stärkeren Nervenstamm umwickeln (Fig. 177). Dazu gesellt sich zuweilen noch eine Doppelsäule von Zellen, von welchen jede halbmondförmig derart um den Protoplasmanmantel herumgebogen ist, daß sie mit ihrem Gegenstück in Berührung tritt. Dadurch entsteht eine hohle Säule, welche den Achsenzylinder-Fortsatz allseitig umschließt. Die Zellsäule bildet den sogen. „Innenkolben“, während das peripher liegende Lamellensystem als „Außenkolben“ bezeichnet wird.

Die starken Größeschwankungen unterliegenden Kolbenkörperchen finden sich nicht nur überall in der Haut und zwar, im Gegensatz zu allen übrigen Hautsinnesorganen, mit Vorliebe in den tieferen Schichten des Coriums, sondern sie sind auch in den verschiedensten Organen der großen Körperhöhlen zahlreich verbreitet. Man hat sie z. B. im Mesenterium, Mesokolon, im Pankreas und in der Porta hepatis der Katze nachgewiesen, ferner in den Mesenterialdrüsen, in der Glandula submaxillaris, in der Haut des Katzenschwanzes und im Lig. interosseum des Unterschenkels verschiedener Tiere.

Keine Stelle der Vogelhaut entbehrt dieser Organe vollständig. Besonders schön sind sie aber am Schnabel, an den Konturfedern, an der Brust, sowie an den Schwanz- und Schwungfedern entwickelt; doch finden sie sich auch in der Vogelzunge, in den Gelenken und zwischen den Muskeln der Vögel, sowie in der Conjunctiva der verschiedensten Säuger und Vögel, in den Faszien und Sehnen, im Vas deferens, Corpus cavernosum penis et urethrae, im Periost, im Perikard und in der Pleura, in der Glans penis et clitoridis, in der Flughaut der Fledermäuse etc. etc.

Bei allen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen handelt es sich um Organe des Tast- und Druckgefühls.

Auf eine endgültige Eruierung der die Temperaturempfindungen vermittelnden Nervenendigungen muß man wohl verzichten;

es ist jedoch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß dabei sowohl die Tastzellen, als die in der Epidermis mit häufigen varikösen Anschwellungen besetzten, frei endigenden Nervenfasern in Betracht kommen mögen. Solche freie Nervenendigungen finden sich in der Haut aller Vertebraten von den Cyklostomen bis zu den Mammalia. Stets handelt es sich dabei um einen baumartig verzweigten, interzellularen Verlauf und nirgends ist ein direkter Übergang zwischen Epithelzelle und Nerv nachgewiesen.

Geruchsorgan.

Der zur peripheren Zone des Riechhirnes (Rhinencephalon) gehörige Lobus olfactorius stellt, wie bereits erwähnt, eine Verlängerung des sekundären Vorderhirns dar, dessen Ventrikel sich vorübergehend oder dauernd in denselben fortsetzen kann. Er bleibt zuweilen mit der Hemisphärenmasse in breitester Verbindung, oder er rückt mehr oder weniger weit davon ab (Fig. 144) und führt so zur Bildung des **Tractus olfactorius**, der an seinem Ende eine kolbige Anschwellung trägt (**Bulbus olfactorius**), (vergleiche auch die verschiedenen Hirnbilder), und welcher somit ebenfalls noch unter den Gesichtspunkt eines Hirnteiles fällt.

Mit dem Bulbus verbindet sich dann erst der eigentliche Riechnerv in Gestalt einer größeren oder geringeren Zahl von „**Filamenta olfactoria**“, welche vom sogenannten primären Riechganglion aus, dessen Einzelemente sich wie unipolare Nervenzellen verhalten, centripetalwärts in das Gehirn, bzw. in den eben genannten Bulbus olfactorius einwachsen, wo sie sich mit Hirnzellen aufs engste verbinden. Jene primären Riechganglien entstehen am Grunde von zwei, oberhalb der Mundspalte sich einsenkenden primitiven Riechgruben, in welche sich während der Ontogenese das äußere Keimblatt einsenkt, so daß also die geruchperzipierenden Elemente dermalen Ursprunges sind, ohne daß man dabei an eine Ableitung von Hautsinnesorganen denken darf, wie denn überhaupt die Urgeschichte des Riechorganes noch im Dunkeln liegt. Die Schwierigkeiten mehren sich noch im Hinblick auf die zweifelhafte physiologische Rolle, welche das Organ bei wasserlebenden Tieren zu spielen berufen ist.

Riechzelle und Riechfaden bilden eine organische Einheit und erinnern durch dieses, unter sämtlichen Sinneszellen der Vertebraten einzig dastehende und auf einen phylogenetisch primitiven Zustand hinweisende Verhalten, an gewisse Hautsinnesorgane wirbelloser Tiere (Würmer und Mollusken). Es handelt sich also dabei noch um uralte primäre Sinneszellen, d. h. um wahre Neuroepithelien, welchen man die übrigen Sinneszellen, bei welchen es sich nur um ein appositionelles Verhältnis zwischen Nerv und Zelle handelt, als sekundäre Sinneszellen gegenüber stellen kann.

Wie Fig. 178 zeigt, stellen die entwickelten Riechzellen lange, stabförmige Elemente dar, die an ihrem freien Ende einen Haar-

besatz tragen und an der Stelle des großen Kernes eine starke Auftreibung zeigen. An ihrem centralen Ende setzen sie sich, wie bereits erwähnt, in einen Nervenfort. Zwischen den Riechzellen stehen Isolations- oder Stützzellen, welche einem und demselben epithelialen Mutterboden entstammen, wie die Riechzellen selbst. Dazu können auch noch Flimmerzellen kommen.

Das Geruchsorgan der Fische zeigt in der Regel eine höchst einfache, centralwärts blindsackartige Form, allein schon von den Dipnoërn an kommt es zu einer Verbindung mit der Mundhöhle, so daß man jetzt vordere (Nares) und hintere Nasenlöcher (Choanen) unterscheiden kann¹⁾. Damit wird ein Weg geschaffen, durch welchen die Luft einerseits zum Hintergrund der Riechhöhle, andererseits zur Mundhöhle und von hier aus zum Tractus respiratorius gelangen kann. Dementsprechend unterscheidet man am Geruchsorgan luftatmender Tiere, wo sich auch zum erstenmal drüsige Organe (Feuchthaltung der Riechschleimhaut!) hinzugesellen, eine Pars olfactoria und eine Pars respiratoria.

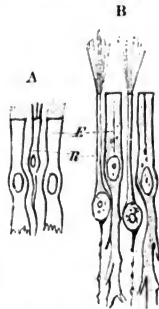


Fig. 178. Epithel der Riechschleimhaut, A von *Petromyzon Placeri*, B von *Salamandra atra*. E Epithelzellen, R Riechzellen.

a) Fische.

Bei *Amphioxus* ist die oben schon erwähnte, dem Vorderende des centralen Nervensystems linkerseits und dorsalwärts aufsitzende Wimpergrube, zu der ein unpaarer Nerv tritt, als Geruchsorgan zu deuten.

Bei *Petromyzonten* und *Myxinoiden* stellt das paarig sich anlegende Riechorgan einen dicht vor dem Schädelkavum gelagerten, äußerlich unpaaren Sack dar, welcher durch eine mehr oder weniger lange, kaminartige Röhre auf der Dorsalfläche des Vorderkopfes ausmündet und knorpelige Stützen vom Cranium erhält. Im Innern liegt bei *Petromyzonten* in ausgebildetem Zustande eine Scheidewand, und zahlreiche kleinere und größere Falten springen in das Lumen vor.

Bei *Myxinoiden* ist die Nasenröhre lang, durch Knorpelringe gestützt und öffnet sich durch einen langen Ductus nasopalatinus in die Mundhöhle; bei *Ammocetes* und bei *Petromyzon* bleibt sie nach hinten blind geschlossen.

Bei *Selachiern* nimmt das Geruchsorgan eine den ausgebildeten Cyclostomen gegenüber geradezu entgegengesetzte (primitive) Lage ein, nämlich an der Unterfläche der Schnauze. Es erhält von seiten des Kopfskelettes eine mehr oder weniger vollständige „knorpelige oder knorpelig-häutige“ Umhüllung.

¹⁾ Bezüglich der Entstehung der Choanen verweise ich auf die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte.

Von den **Ganoiden** an treffen wir das Geruchsorgan stets in denselben Lagebeziehungen zum Schädel, nämlich zwischen Auge und Schnauze, entweder seitlich oder mehr dorsal gelagert. Im

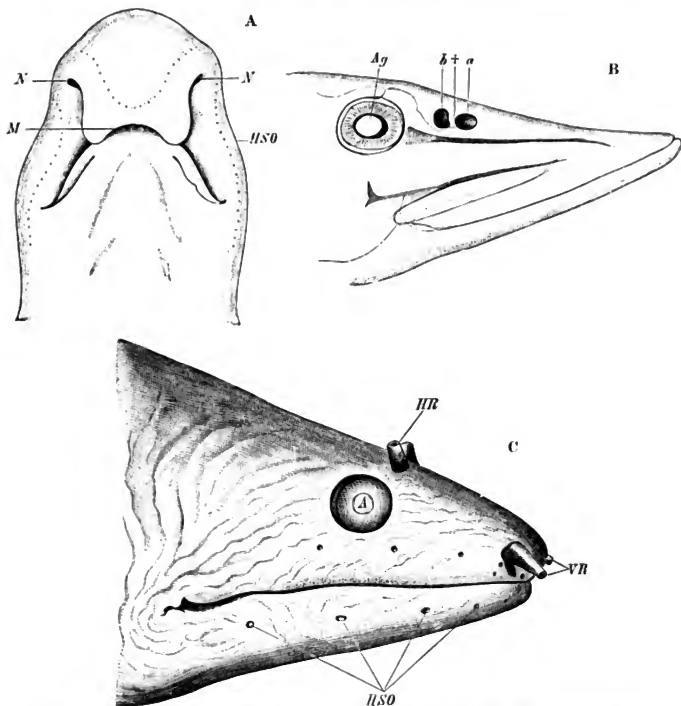


Fig. 179. **A** Ventrale Ansicht des Kopfes von *Seyllium canicula*. *HSO* Hautsinnesorgane, *M* Mundeingung, *N*, *N'* äußere Nasenöffnung. **B** Seitliche Ansicht eines Hechtkopfes. *Ag* Auge, *a* und *b* vordere und hintere Öffnung der Geruchsgrube, † Hautfalte, welche *a* und *b* trennt. **C** Seitliche Ansicht des Kopfes von *Muraena Helenn*. *A* Auge, *HSO* Hautsinnesorgane, *VR*, *VR* vordere und hintere Riechröhre.

Laufe ihrer Entwicklung zerfällt jede äußere Nasenöffnung der Ganoiden durch einen auswachsenden Hautlappen in zwei Abteilungen, eine vordere und eine hintere. Die vordere liegt — und Ähnliches gilt auch für **Teleostier** — häufig auf der Spitze einer tentakelartigen,

von Flimmerzellen ausgekleideten Röhre, und der Abstand zwischen ihr und der hinteren Öffnung ist ein außerordentlich wechselnder, je nach der schmäleren oder breiteren Anlage der soeben erwähnten Hautbrücke (Fig. 179). So kommt auch hier ein von Wasser durchströmter Hohlraum zustande, allein derselbe ist, im Gegensatz zu den Selachiern dem Mundeingang entrückt, und von der bei Selachiern existierenden Nasolabialrinne ist nichts mehr wahrzunehmen.

Die Schleimhaut des Riechsackes der Fische erhebt sich stets zu einem mehr oder weniger komplizierten System von Falten, die entweder eine quere, radiäre, rosettenartige oder longitudinale (im Sinne der Schädelachse) Anordnung besitzen können. Auf ihnen findet neben Flimmerzellen die Ausbreitung geruchperzipierender Elemente statt¹⁾.

b) Dipnoër.

Bei Dipnoërn begegnet uns ein vom eigentlichen Schädel wohl differenziertes Nasenskelett. Es besteht bei Protopterus aus einem dicht unter der äußeren Haut liegenden, hyalinknorpeligen Gitterwerk, dessen Seitenpartien medianwärts durch ein starkes, durchaus solides Septum vereinigt werden. Der Boden der Nasensäcke wird zum größten Teil vom Pterygopalatinum, sowie von Bindegewebe und nur zum allerkleinsten Teil aus Knorpelgewebe gebildet (vergl. das Kopfskelett).

Die Riechschleimhaut zeigt ein kompliziertes Faltensystem, welches am meisten an dasjenige der Selachier erinnert. Im Gegensatz zu letzteren besitzt aber das Dipnoër-Riechorgan, wie schon erwähnt, nicht nur vordere, sondern auch hintere Nasenlöcher. Die vorderen öffnen sich unter der Oberlippe und können so bei geschlossenem Munde nicht gesehen werden, die hinteren münden etwas weiter rückwärts in die Mundhöhle²⁾.

c) Amphibien.

In engem Anschluß an das Geruchsorgan der Dipnoër steht dasjenige der Ichthyoden. Es liegt seitlich am Vorderkopf in Form einer nahezu soliden (*Siren lacertina*), oder netzartig durchbrochenen Knorpelröhre (*Menobranchus* und *Proteus*) dicht unter der äußeren Haut, ohne irgend welchen Schutz von seiten des knöchernen Kopfskelettes zu erfahren.

Der Boden des Nasensackes ist größtenteils fibrös. Im Innern erhebt sich die Riechschleimhaut, ganz ähnlich wie bei Cyklostomen und Prolypterus, in zahlreichen radiär stehenden Falten,

¹⁾ Eine besonders hohe, ja vielleicht die höchste Entwicklung in der ganzen Reihe der Fische erreicht das Geruchsorgan von *Polypterus bichir*. Den Gegensatz dazu bildet eine Gruppe der Teleostier, die *Plectognathi Gymnodontes*, bei welchen das Geruchsorgan die verschiedensten Grade der Rückbildung (bis zu völligem Schwund) erfährt.

²⁾ Diese Einrichtung hängt mit den physiologischen Bedürfnissen während des Sommerschlafes, bezw. während der Periode der Lungenatmung zusammen. Während dieser Zeit erhält der *Protopterus* die Luft durch eine zwischen Ober- und Unterlippe liegende und in die Mundhöhle mündende Röhre zugeführt, welche aus der Substanz des Coccyus besteht (vergl. das Integument).

ein Verhalten, das uns hier zum letztenmal unter den Wirbeltieren begegnet.

Bei den übrigen Amphibien vollzieht sich, unter immer voll-

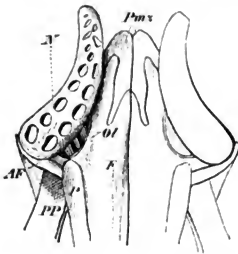


Fig. 180. Riechorgan von *Menobranchius lat.* von der Dorsal-seite. *AF* Anterolateralfortsatz, *F* Frontale, *N* Riechnack, *Ol* Olfactorius, *P* Fortsatz des Parietale, *PP* Pterygopalatinum, *Pmz* Praemaxillare.

ständigerer Einverleibung des Riechorgans in die Gesamtheit des Kopfes und in Anpassung an die zweite Funktion der Nasenhöhle als Respirations-, d. h. als Luft-Weg, eine namentlich in der Pars respiratoria derselben sich ausprägende Entfaltung des Nasenlumens. Diese erfolgt bei Anuren, Urodelen und Gymnophionen in verschiedener Weise, worauf ich aber hier nicht näher eingehen, sondern mich auf folgende Bemerkung beschränken will. Während man bei Anuren schon frühzeitig ein dorsales, ein mittleres und ein ventrales Lumen unterscheiden kann, ist bei Urodelen von Anfang an ein einheitliches Lumen vorhanden, bei beiden aber wird das Cavum nasale später noch durch Nebenhöhlen und Blind-

sackbildungen kompliziert, bei den Anuren, und wie ich gleich hinzufügen will, bei den Gymnophionen, stärker als bei den Urodelen. In eine dieser Blindsack- resp. Rinnenbildungen mündet lateralwärts bei Anuren und Urodelen der Tränenkanal¹⁾ (s. später).

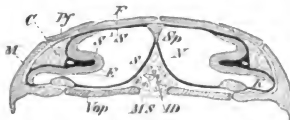


Fig. 181. Querschnitt durch die Riechhöhlen von *Plethodon glutinosus*. *C* hyalinknorpeliger Teil der Concha nasalis, *F* Frontale, *ID* Intermaxillandrüse, ventralwärts von der Mundschleimhaut (*MS*) begrenzt, *K* Kieferhöhle, *M* Maxilla, *N* Haupthöhle der Nase, *Pf* Praefrontale, *S*, *S'* Riechschleimhaut, welche das Riechepithel *E* weit in die Nasenhöhle vorstülpt, *Sp* Septum nasale, *Vop* Vomero-palatatinum.

Ein wichtiger, neuer Erwerb der terrestrischen Amphibien sind die unter der Riechschleimhaut gelegenen diffusen und auch zu größeren, einheitlichen Organen vereinigten **Drüsen**. Sie münden entweder direkt in die Nasenhöhle und bewirken hier mit ihrem Sekret eine für die Sinnesepithelien unentbehrliche, bei Fischen, Ichthyoden und Amphibienlarven noch durch das äußere Medium geleistete Anfeuchtung der Mukosa,

oder sie entleeren ihr Sekret in den Rachen, beziehungsweise in die Choanen. Letztere liegen stets ziemlich weit vorne am Gaumen und werden daselbst größtenteils vom Vomer und wohl auch vom Palatinum umrahmt.

¹⁾ Bei gewissen Gymnophionen schmürt sich die Kieferhöhle von der Haupthöhle der Nasenkapsel jederseits gänzlich ab und erhält einen besonderen Zweig des N. olfactorius (vergl. das Jakobson'sche Organ).

Endlich sei hier noch einmal des Tränennasenganges gedacht, welcher, vom vorderen Winkel der Orbita ausgehend, die laterale Nasenwand durchsetzt und schließlich von der Oberkieferseite her in das Cavum nasale ausmündet. Er leitet die Tränenflüssigkeit aus dem Konjunktivalsack des Auges in die Nasenhöhle und entsteht bei allen Vertebraten, von den Salamandrinen an, als eine von der Epidermis sich abschnürende und in die Cutis einwachsende Epithelleiste, welche sich erst sekundär höhlt.

d) Reptilien.

Das bei Fischen **seitlich**, bei den Amphibien dagegen gerade **vor** dem Gehirn liegende Geruchsorgan wird von den Reptilien an aufwärts mehr und mehr vom Gehirn überwachsen und kommt, wie bei der Anatomie des Schädels bereits erörtert wurde, infolgedessen unter gleichzeitiger Herausbildung eines sekundären Gaumens und unter Vorwachsen der dorsalen Schädelpartien mehr und mehr ventralwärts vom neuralen Cranium zu liegen. Wie bei Amphibien so läßt sich auch bei Reptilien ein mehr lateral, oder auch basal liegender respiratorischer und ein oberer, medialer, olfaktorischer Abschnitt der Nasenhöhle unterscheiden.

Das komplizierteste Riechorgan unter allen Reptilien besitzen die Krokodile; einfacher gebaut ist dasjenige mancher Chelonier, der Saurier, Scinke und Ophidier. Die drei letzteren können, da sie hierin keine prinzipiellen Abweichungen erkennen lassen, zusammen betrachtet werden und sollen ihrer einfachen Verhältnisse wegen zuerst zur Sprache kommen.

Die ungleich vertikaler als bei Amphibien entfaltete Nasenhöhle zerfällt bei den Reptilien in zwei Abteilungen, in eine äußere und eine innere. Erstere, welche aus dem Zugang zur Nasenhöhle der Amphibien herausentwickelt gedacht werden muß, und die nach Lage, Ausdehnung und Form bei den verschiedenen Gruppen sehr wechselt, kann man als Vorhöhle, die innere dagegen als eigentliche Nasenhöhle oder als Riechhöhle bezeichnen (Fig. 182 AN, IN), nur letztere ist mit Sinneszellen ausgestattet, erstere dagegen besitzt gewöhnliches epidermoidales Plattenepithel und ist gänzlich drüsenlos.

Von der Außenwand der inneren Nasenhöhle springt eine große, medianwärts leicht umgerollte **Muschel** weit ins Lumen herein; sie entsteht — dies gilt für alle nasalen Muschelbildungen der Vertebraten — lange schon vor der Ausbildung der Skelettelemente, so daß letztere für ihren Bildungsmodus, bezw. für ihre morphologische Beurteilung, nicht als Causa movens figurieren.

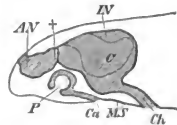


Fig. 182. Schematische Darstellung des Geruchsorgans einer Eidechse, Sagittalschnitt. AN, IN äußere und innere Nasenhöhle, C Muschel, Ca Kommunikation des Jakobson'schen Organes mit der Mundhöhle, Ch Choane, MS Mundschleimhaut, P Papille des Jakobson'schen Organes, + röhrenartige Verbindung zwischen beiden Nasenhöhlen.

Im Innern der Muschel liegt eine große, ihre Form wesentlich bedingende Drüse, welche auf der Grenze von Höhle und Vorhöhle ausmündet. Sie entspricht der stark entwickelten *Glandula nasalis superior* der Urodelen. Unter der Muschel mündet der Tränen-nasengang; doch kann sich dieser auch am Dache der Rachenhöhle (*Ascalaboten*), oder in die Choane öffnen (*Ophidier*).

Aus dem die Muschel umschließenden Hohlraum zieht sich eine Verbindung in die Mundhöhle hinab, wodurch die Choanen zustande kommen, welche bei den meisten *Lacertiliern* noch ziemlich weit vorne am Dache der Mundhöhle ausmünden (ähnlich wie bei *Amphibien*).

Bei den *Krokodiliern* tritt die oben erwähnte Verlagerung der Riechhöhle nach abwärts und rückwärts am schärfsten hervor, und dadurch werden die Nasengaumengänge sehr verlängert, so daß die Choanen ganz hinten am Gaumen ausmünden. Zugleich zerfällt hier das *Cavum nasale* in seinem hinteren Bezirk in zwei übereinanderliegende Räume, wovon der obere die eigentliche, von Sinnesepithelien ausgekleidete Riechhöhle, der untere dagegen nur eine *Pars respiratoria* darstellt. Mit der Nasenhöhle stehen gewisse Nebenkammern in Verbindung, welche aber nur die Bedeutung von Lufträumen haben. Eine große, zwischen dem knorpeligen Dach der Nasenhöhle und den Belegknochen (*Praemaxillare*, *Maxillare* und *Nasale*) liegende Drüse mündet bald mit einem, bald mit zwei Ausführungsgängen, jederseits vom *Septum nasale* am hintersten Ende der äußeren Nasenlöcher.

Wie bei den übrigen Reptilien, so findet sich auch bei den *Krokodilen* nur eine einzige echte Muschel, lateralwärts davon liegt aber noch eine zweite Prominenz, die man als *Pseudococoncha* bezeichnet, und deren morphologischer Wert vorläufig nicht festzustellen ist. Vielleicht entspricht sie der oberen Muschel der Vögel.

e) Vögel.

Wie den *Sauriern*, so kommt auch allen Vögeln eine tiefer liegende, von Pflasterepithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher, gelegene Riechhöhle zu.



Fig. 183. Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle des kleinen Würgers. a oberer, b unterer Nasengang. LR Luftraum, der sich in die *Pseudococoncha* fortsetzt und diese vorbaucht, OM obere Muschel, MM Maxillo-turbinale oder mittlere Muschel.

Außer der von den Reptilien her vererbten Muschel (*Maxillo-turbinale*), die gewöhnlich als die mittlere Nasenmuschel der Vögel bezeichnet wird, ist noch eine mit dem *Nasoturbinale* der Säuger vergleichbare Bildung, die sogen. obere Nasenmuschel, vorhanden. Dazu kommt noch eine, aus indifferentem Epithel entstehende Bildung eigener Art, welche in der Vorhöhle der Nase ihre Lage hat und deshalb *Concha vestibuli* genannt wird.

Die mittlere Muschel besitzt in postfetalen Zeit kein Riechepithel mehr; die obere rückt im Laufe der Ontogenese immer weiter nach hinten und kommt z. T. hinter die mittlere Muschel zu liegen. Letztere unterliegt zahlreichen Varia-

tionen nach Form und Größe. Entweder stellt sie nur einen mäßigen Vorsprung dar, oder sie rollt sich mehr oder weniger (bis zu drei Umgängen) auf. Nach unten und vorne von ihr mündet der Tränen-nasengang aus.

Die ziemlich weit nach hinten liegenden Choanen stellen enge Spalten dar, in deren Grund die Nasensecheidewand sichtbar wird.

Die sogen. äußere Nasendrüse der Vögel liegt nicht im Bereiche des Oberkiefers, sondern auf den Stirn- oder Nasenbeinen längs des oberen Randes der Orbita. Sie wird vom I. und II. Trigeminus versorgt und entspricht der seitlichen Nasendrüse der Saurier.

f) Säuger.

Das Cavum nasale gewinnt bei Säugern durch eine viel bedeutendere Entfaltung des Gesichtsschädels an Tiefe und Höhe, und dadurch ist der Ausbreitung des sogen. Siebbeinlabyrinthes, einer neuen Errungenschaft den niederen Vertebraten gegenüber, ein viel freierer Spielraum gegeben. Das Siebbein erzeugt nämlich eine Menge zelliger, wabiger, von Schleimhaut ausgekleideter Räume („Labyrinth“), so daß gegen das Cavum nasale hinein die mannigfachsten, knorpelig-knöchernen Ausbuchtungen und Vorsprünge ent-

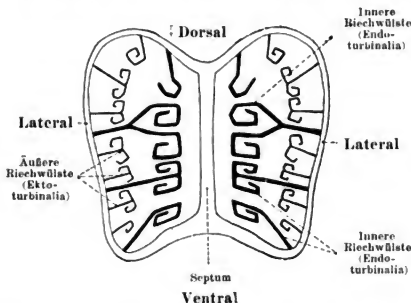


Fig. 184. Frontalschnitt durch das Cavum nasale eines Säugetieres, um die inneren und äußeren Riechwülste zu zeigen. Schema. Mit Zugrundelegung einer Abbildung von Paulli.

stehen. So erreicht das Riechorgan der Säuger die höchste Entfaltung unter allen Vertebraten, allein auch hier kann man einen oberen (hinteren), vertikal ausgedehnten, olfaktorischen und einen unteren, respiratorischen Abschnitt des Nasenraumes unterscheiden.

Das Material für den Muschelapparat der Säugetiere entstammt zwei verschiedenen Stellen, nämlich 1. der lateralen Nasenwand und 2. dem hinteren, oberen, septalen, d. h. dem medialen Abschnitt der Nasenhöhle.

Aus dem erstgenannten Bezirk entstehen das Maxillo- und das Naso-Turbinale, welche also zusammengehören; aus dem zweiten

bilden sich die dem Siebbeingebiet zugehörigen Ethmo-Turbinalia, welche sich zwischen die zwei ersteren mit ihrer Spitze einzwängen. Ihre Bildung setzt viel früher in der Embryonalzeit ein, als diejenige des Maxillo- und Nasoturbinale. Seitlich von den Ethmoturbinalia, und gedeckt von ihnen, entwickeln sich sogenannte Nebenschalen, welche man als *Conchae laterales s. obiectae* bezeichnet, und die man wohl auch als Ektoturbinalia den medialen Endoturbinalia (Hauptmuscheln) gegenüberstellt.

Die Ektoturbinalia nehmen also ihren Ursprung von den hinteren Partien der seitlichen Nasenwand und können deshalb im Gegensatz zu den vorderen seitlichen Nasenschalen (Maxillo- und Naso-Turbinale) auch als hintere seitliche Muscheln unterschieden werden. Letztere sind als neue, erst in der Reihe der Mammalia gemachte Erwerbungen aufzufassen, während als *Conchae laterales anteriores* auch die Muscheln der Saurier und Schlangen, sowie die beiden Muscheln in der eigentlichen Riechhöhle der Vögel anzusprechen sind.

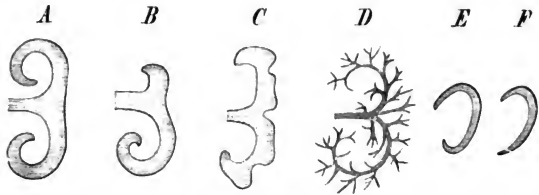


Fig. 185. Verschiedene Formen des Maxilloturbinate der Säugetiere. A doppelt gewundene Muschel, B Übergang zur einfach gewundenen (E, F), C Übergang der doppelt gewundenen zur dendritischen Nasenmuschel D. Nach Zuckerkaudl.

Was nun speziell das Maxilloturbinate betrifft, so besitzt es, wie bei Vögeln, so auch bei Säugetieren, kein Riechepithel mehr, sondern hat, in der Pars respiratoria des Cavum nasale liegend, einen Funktionswechsel eingegangen. Es ist zu einem Luftfilter, Erwärmungs-, Befeuchtungsorgan und vielleicht auch zu einem Spür- und Witterungsorgan geworden. Seine Schleimhaut wird vom Nervus trigeminus versorgt. Die Form ist eine sehr variable; so ist sie in der Regel bei Tieren, die ein feines Riechvermögen besitzen, eine gefaltete oder mehr oder weniger verästelte, d. h. sie weist kompliziertere Formverhältnisse auf als im gegenteiligen Falle, wo es sich um eine einfache oder doppelt gewundene Muschel handelt. Letztere ist als die ursprünglichste zu betrachten, aus der sich die übrigen Formen erst sekundär entwickelt haben.

Eine übersichtliche Betrachtung der Ethmoturbinalia der Wirbeltiere ergibt interessante Resultate, und was zunächst ihre Lagebeziehungen zum Nasenraum betrifft, so zeigen sich mannigfache Verschiedenheiten. Sie sind z. B. bei den Quadrupeden, entsprechend der noch mehr oder weniger steil aufgerichteten Siebbeinplatte, von

hinten nach vorne, beim Menschen aber, sowie bei fast allen Primaten von oben nach unten, in Querreihen angeordnet, welche mit dem Gaumendach mehr oder weniger parallel ziehen.

Die Zahl der Ethmoturbinalia wechselt sehr stark nach den einzelnen Säugetiergruppen, doch läßt sich im allgemeinen der Satz aufstellen, daß die Zahl, bezw. das Auftreten in einer Doppelreihe (Ekto- und Endoturbinalia) in gerader Proportion steht zur Ausbildung des Riechvermögens und zu den Größenverhältnissen des Lobus olfactorius und der centralen Riechspäre.

Dabei ist aber wohl zu beachten: 1. daß die mediale und laterale Reihe, weil von sehr verschiedenem morphologischem Werte, wohl auseinanderzuhalten sind, und 2. daß die oft sehr komplizierte Struktur der Riechwülste nicht immer nur so ohne weiteres als im Sinne einer Oberflächenvergrößerung zu erklären ist. Auf Einzel-

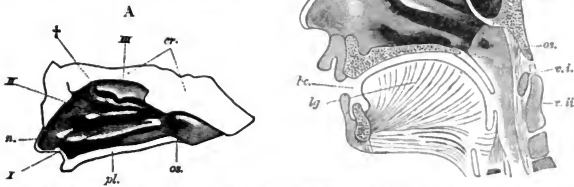


Fig. 186. A Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines menschlichen Embryos. *cr* Schädelbasis, *I, II, III* die drei „Nasenschnecken“, *n* Nasenspitze, *os* Öffnung der Ohrtrumpete im Bereich der seitlichen Rachenwand, *pl* harter Gaumen, *†* „überzählige“ Nasenschnecke. B Sagittalschnitt durch die Nasen- und Mundhöhle des erwachsenen Menschen. *I, II, III* die drei „Nasenschnecken“, *be* Eingang in die Mundhöhle, *lg* Zunge, *zn*¹⁾ Stirnhöhle, *sn*¹⁾ Keilbeinkörper, *os* Ohrtrumpete, *v. i.*, *v. ii* erster und zweiter Wirbel. Von den drei „Nasenschnecken“ entspricht Nr. *I* einem Maxilloturbinal, während Nr. *II* und *III* in das Siebbeinsystem gehören und als Ethmoturbinalia aufzufassen sind.

heiten soll hier nicht weiter eingegangen werden, und ich will nur betonen, daß sich das Siebbein der placentalen Säuger auf einen Typus der Endoturbinalia zurückführen läßt, der sich bei den Insektivoren findet, letzterer aber ist wieder auf die Fünffzahl der Marsupialier-Endoturbinalien zurückzuführen.

Dies ist also die Stammform für alle Mammalia.

Die Ektoturbinalia bieten innerhalb der einzelnen Ordnungen selbst zwischen nahe verwandten Arten so wesentliche Verschiedenheiten, daß sie sich, im Gegensatz zu den Endoturbinalia, nicht auf eine gemeinsame Stammform zurückführen lassen¹⁾.

1) Ein längs des Os nasale sich hinziehender Riechwulst, der sich auch über das später zu erwähnende Maxilloturbinalia erstrecken kann, wird von den übrigen Riechwülsten als Nasoturbinalia unterschieden und wurde früher schon kurz erwähnt. Er

Auf Grund des verschiedenen Ausbildungsgrades des ethmoidalen Muschelsystems, sowie unter gleichzeitiger Bercksichtigung der centralen Sphre des Riechhirns kann man die Sugetiere einteilen in solche mit starkem, mit schwachem und mit verlorenem Riechvermgen, d. h.:

1. in Makrosmatische = Monotremen, Chiropteren, Edentata, Ungulata, Carnivora, Rodentia, Marsupialia, Lemuren und ber-

haupt die groere Zahl der Sugetiere;

2. in Mikrosmatische = Pinnipedia, Bartenwale, Affen, Mensch¹⁾;

3. in Anosmatische = Delphin und die Zahnwale berhaupt, obgleich ber manche derselben noch weitere Untersuchungen anzustellen sind. Hier tritt der bestimmende Einflu der ueren Umgebung deutlich hervor, wie sich dies auch in der Richtung, Form und in dem komplizierten Verschlus der Nasenkanle ausspricht. Die dorsal am Scheitel sich ffnende Nase steht in engem Causalnexus mit der sekundr erfolgten Verlagerung des ganzen Kopfes in die Lngsachse der Wirbelsule (Begnstigung der Luftatmung).

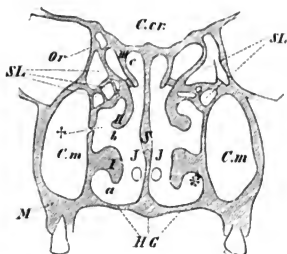


Fig. 187. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhule. *a, b, c* unterer, mittlerer und oberer Nasengang, *C. cr.* Cavum cranii, *H. G.* harter Gaumen, *I* Muschel (Maxilloturbinale), *J, K* unteres und oberes Ethmoturbinale, *M* Maxilla, *nd, nd* Lage des rudimentren Jakobson'schen Organes, *S* Septum nasale, *SL* Siebbein-Labyrinth, * Ausmndungsstelle des Trnennasenganges, † Eingang ins Cavum maxillare (*C. m.*).

Wie hoch die Zahl der Riechwlste bei den Ursugetieren einst gewesen ist, lsst sich natrlich nicht sicher bestimmen, sehr betrchtlich aber wird sie, wie dies aus einer berlegung der betreffenden Verhltnisse bei Reptilien erhellt, wohl kaum gewesen sein. Die ganze Einrichtung hat offenbar erst in der Reihe der heutigen Mammalia ihren Kulminationspunkt erreicht und bewegt sich, wie wir gesehen haben, da und dort wieder bereits in absteigender Linie²⁾.

ist bei Prosimiern und auch bei vielen Primaten noch gut ausgebildet, bei manchen Anthropoiden und bei *Homo* zeigt er bereits Schwankungen und wird mehr oder weniger rckgebildet. Das Nasoturbinale hat mit den Ethmoturbinalia nichts zu schaffen, sondern ist genetisch mit dem Maxilloturbinale nher verwandt.

1) Bei Primaten trifft man ein bis drei Ethmoturbinalia, allein in embryonaler Zeit legt sich noch eine viel groere Zahl an (*Homo*), so da sowohl hierdurch wie auch durch die Reduktion, welche die eigentliche Riechschleimhaut bezuglich ihrer Ausdehnung im Cavum nasale in der Ontogenese erfhrt, der regressive Charakter des Riechorganes deutlich hervortritt.

2) Die Nasenhule der Sugetiere steht hufig (Monotremen zeigen brigens noch nichts Derartiges) mit Nebenhulen (Sinus paranasales), d. h. mit der Stirn-

Was die **Drüsen** der Nasenhöhle betrifft, so kann man die kleinen, überall zerstreuten Bowman'schen und die große, Steno'sche Nasendrüse unterscheiden. Letztere tritt schon in sehr früher Embryonalzeit auf, liegt seitwärts, basalwärts am Boden der Nasenhöhle und mündet im Vestibulum nasi, im Bereich des mittleren Nasenganges. Sie kann sich beim Vorhandensein einer Maxillarkhöhle in diese hineinziehen. Bei manchen Säugern ist sie bereits in Rückbildung begriffen.

Das am meisten in die Augen springende Merkmal der Säugetiernase besteht in dem Auftreten einer bereits beim Kopfskelett erwähnten **äußeren Nase**, an deren Aufbau die prominierenden Ossa nasalia, der knorpelige, zum Siebbeinsystem gehörige Scheidewandknorpel, sowie endlich der damit zusammenhängende Dachknorpel (Cartilago nasi lateralis) und der Vomer eine Hauptrolle spielen. Dazu kommen noch Knorpelstücke, welche ursprünglich mit dem homogenen, aus einer soliden knorpeligen Doppelröhre bestehenden Knorpelskelett der äußeren Nase eine zusammenhängende, einheitliche Masse bildeten, sich aber im Laufe der Zeiten infolge von Muskelzug und anderen, mit der physiologischen Verwendung der Schnauze, bezw. des Rüssels im Zusammenhang stehenden Einflüssen in verschiedener Weise differenzierten und selbständig geworden sind. Es handelt sich dabei um die aus der vorderen Partie, speziell des Dachknorpels, differenzierten, in die Nasenflügel eingebetteten Alar-Knorpel. Die durch einen Vorraum (Vestibulum nasi) charakterisierte äußere Nase steht unter der Herrschaft einer oft reich entfalteten Muskulatur, die namentlich bei tauchenden Säugern als Verschlussmittel der Nasenlöcher von Wichtigkeit wird, indem hier durch einen Sphinkter und auch durch einen besonderen Klappenapparat ein kompletter Abschluß der äußeren Nasenlöcher ermöglicht ist. Eine ganz exzessive Entwicklung und Vermehrung der Muskulatur, sowie eine sekundäre Verlagerung der Apertura nasalis externa am Schädel in der Richtung nach oben und hinten findet sich bei Rüsselbildungen (Tapir, Schwein, Maulwurf, Condylura, Spitzmaus und Elefant). Der Rüssel, meist nur als Tastorgan fungierend, kann auch als Greifapparat Verwendung finden (z. B. bei Elefanten). Eine eigenartige Stellung nimmt die zu einem grotesken Organ auswachsende äußere Nase des Nasenaffen ein.

höhle, Kiefer- und Keilbein-Höhle in offener Verbindung. Die Kieferhöhle zieht sich bei den meisten Säugern auch noch in das Jugale, Palatinum, Lacrimale, Nasale, Frontale, Prae- und Basisphenoid hinein.

In der Stirn- und Keilbeinhöhle, welche sich von dem ursprünglich knorpeligen Ethmoidalgerüst aus entwickeln, können bei gut ausgebildetem Riechvermögen noch Riechwülste entstehen, und auf Grund dessen ist die Annahme berechtigt, daß der erste Anstoß der Bildung jener beiden Nebenräume von der Zunahme des Riechvermögens ausging; die Riechregion suchte sozusagen Platz zu ihrer Ausbreitung und nahm naturgemäß die angrenzende Schädelfläche durch die sich ausstülpende Schleimhaut in Anspruch. Die sekundäre Verringerung des Riechvermögens kann dann zu einem mehr oder weniger vollkommenen Schwund jener Höhlen führen (Pinnipedier), oder bestehen sie, von gewöhnlicher Schleimhaut ausgekleidet, fort, und zwar als Lufthöhle, dem Riechvermögen entfremdete Räume, wie sie bereits beim Kopfskelett zur Sprache gekommen sind.

Organon vomero-nasale (Jakobson'sches Organ).

Unter dem Jakobson'schen Organ versteht man eine schon während der Ontogenese vom Cavum nasale sich differenzierende Nebennasen-Höhle, die vom Olfactorius und Trigeminus versorgt wird. Wir begegnen einer derartigen Einrichtung zum erstenmal bei **Amphibien**. Bei Anuren- und Salamander-Larven bildet sich, wie oben schon erörtert wurde, ventral- und medianwärts von der Nasenhöhle ein kleiner, von einem Sinnesepithel ausgekleideter Blindsack, welcher bei Salamandern später eine Verschiebung in lateraler Richtung erfährt, und an dessen blindem Ende sich eine Drüse entwickelt.

Genau so entsteht bei gewissen Gymnophionen jene oben schon erwähnte, in der Maxillarbucht liegende, in verschiedenem Grade sich abschnürende Nebenkammer des Riechorganes, in deren Bereich ebenfalls eine große Drüse getroffen wird¹⁾.

Ganz an derselben Stelle, wie bei Amphibien, d. h. basal- und zugleich medianwärts, nahe dem Septum nasale, entsteht auch das Jakobson'sche Organ der **Amnioten**. Auch hier handelt es sich um eine Divertikelbildung der Hauptnasenhöhle mit schließlicher Abschnürung und Kommunikation mit der Mundhöhle; allein die kleine, paarige, von reichlichem Riechepithel ausgekleidete Höhle, von deren Boden sich in der Regel eine Papille erhebt, verschiebt sich hier nicht lateralwärts, sondern verharrt bei **Sauriern**, **Schleichen**, **Amphisbänen** und **Schlangen** zwischen dem Boden der Nasenhöhle und dem Dach der Mundhöhle sozusagen in loco nasendi (Fig. 188 F).

Bei **Krokodilen**, **Schildkröten** und **Vögeln** sind keine ausgebildeten Jakobson'schen Organe nachgewiesen, doch treten bei Krokodilen und Vögeln Spuren davon (Rinne an der ventralen Partie der medialen Wand des Riechsackes) in der Embryonalzeit auf. Es liegen also Rückbildungen vor. Bei **Säugetern** existieren Jakobson'sche Organe in weitester Verbreitung. Hier handelt es sich stets um zwei basalwärts vom Septum nasale liegende, in den meisten Fällen von Knorpelhülsen gestützte Röhren (Jakobson'sche Röhren, Cartilago vomeronasalis, Cartilago paraseptalis), welche, schon bei Sauriern auftretend, als Differenzierungen des Septum nasale zu betrachten sind, und in deren Hinterende ein Zweig des Riechnerven eintritt, während sie vorne gewöhnlich in die den Zwischenkiefer durchbohrenden Stenson'schen Gänge einmünden, mit welchen sie sich dann gemeinsam in die Mundhöhle öffnen.

¹⁾ Die Gymnophionen besitzen ein in naher topographischer Beziehung zur Nasen- und Augenhöhle stehendes, blasenförmiges, von Muskeln unspanntes Organ, das sich nach vorne in einen Kanal des Oberkiefers hinein röhrenförmig verlängert und an der freien Wangenfläche, in der Nähe der Schnauze, ausmündet. Im Innern desselben liegt eine große Drüse, sowie ein als Retractor wirkender Längsmuskel, welcher in eine an der oben genannten Mündungsstelle gelegene, und wie es scheint, als Taster wirkende, ein- und ausstülpbare Papille ausstrahlt. Die Funktion der ganzen Einrichtung ist noch keineswegs sicher erkannt. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Orientierungsmittel der betreffenden Tiere bei ihrem nächtlichen Leben, das zusammen mit dem exzessiv entwickelten Riechorgan als ein Ersatz für das rudimentäre Sehorgan dienen mag.

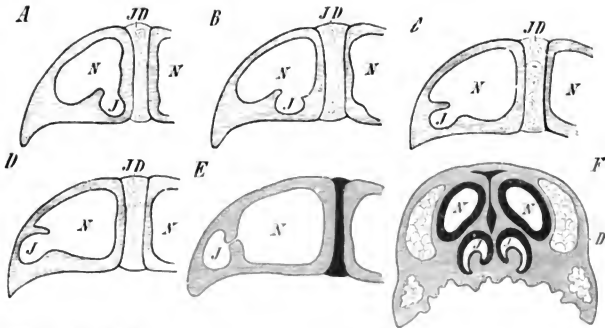
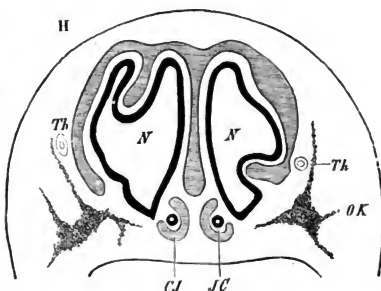
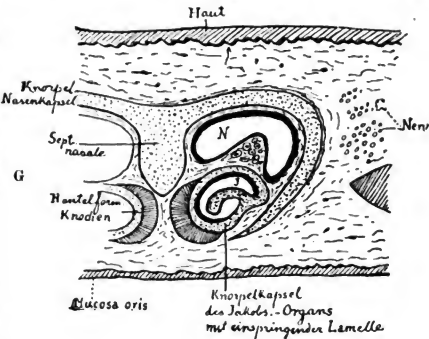
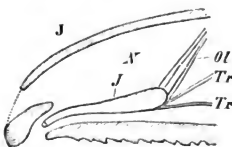


Fig. 188. A-D Verschiedene Entwicklungsstadien des Jakobson'schen Organes bei Urodelen in der Onto- und Phylogenese (an Querschnitten illustriert). In A beginnt die Anlage median- und basulwärts, in D ist die laterale Lage erreicht. E Gymnophionen, wo es zur Abtrennung von der Haupthöhle kommt.

F *Lacerta agilis*. G Querschnitt durch die Nasenhöhle von *Ornithorhynchus*. Nach J. Symington. H und J Quer- und senkrechter Schnitt durch die Nasenhöhle eines Vertreters der Entheria.

CJ Jakobson'scher Knorpel, D Nasendrüse bei *Lacerta*, JD Intermaxillardrüse, J Jakobson'sches Organ, JC Jakobson'scher Kanal, CJ Jakobson'scher Knorpel, N Hauptnasenhöhle, Ol Riechnerv, Th Tränen-nasengang, Tr Trigemini.



Eine sehr hohe Ausbildung erreicht das Jakobson'sche Organ bei Monotremen. Es erfährt hier durch eine von der lateralen Seite einspringende, formell an ein Turbinale erinnernde Knorpellamelle eine eigenartige Struktur und zugleich eine starke Oberflächenvergrößerung seiner epithelialen Auskleidung. Auch die Drüsengane sind sehr gut entwickelt.

Nicht selten, wie z. B. bei den Primaten, ist das Organ mehr oder weniger stark zurückgebildet. Doch lassen sich auch beim Menschen noch deutliche Spuren davon nachweisen. Hier, wie auch anderwärts, zeigt es sich in der Ontogenese relativ stärker entwickelt und weist auch durch seine Innervation auf seine ursprüngliche Bestimmung zurück. Diese mag wohl darin bestanden haben, die in den Mund eingebrachten Speisen unter die direkte Kontrolle der Riechnerven zu stellen.

Sehorgan.

Wie früher schon erwähnt, erfolgt der erste Anstoß zur Anlage eines Sehorganes bei Wirbeltieren durch einen im Bereich des primären Vorderhirnes paarig erfolgenden Ausstülpungsprozeß, welcher zu jener Bildung führt, die man als primitive Augenblase bezeichnet.

Der ursprünglich hohle Stiel der bereits bei der Schilderung des Gehirns erwähnten Augenblase bildet sich später in den Sehnerven um, an welchem man in der Regel drei, mehr oder weniger scharf differenzierte Abschnitte unterscheiden kann, die man als Tractus, Chiasma und als Nervus zu bezeichnen pflegt.

Eine Kreuzung (Chiasma) der beiden Sehnerven ist wohl stets vorhanden, wenn sie auch nicht überall an der Hirnbasis frei zutage liegt, sondern zuweilen, wie z. B. bei Myxinoiden, Dipnoern und zum Teil auch bei Petromyzonten, in die Hirnsubstanz tief eingesenkt ist und so ihre ursprüngliche centrale Lage bewahrt.

Während es sich bei den meisten Teleostiern nur um eine einfache Übereinanderlagerung der beiden Sehnerven handelt (Fig. 189 A), tritt bei einigen derselben der eine Opticus durch einen Schlitz des anderen hindurch, und dieses Verhältnis sehen wir bei Reptilien immer weiter gedeihen, bis schließlich eine sehr komplizierte, gegenseitige Durchflechtung zustande kommt (Fig. 189 B—D). Am feinsten und zartesten erscheint dieses korbartige Geflecht bei Säugetieren, wo es schließlich nur noch durch Schnittserien analysierbar wird.

Im Gegensatz zu den Wirbellosen, wo das Sehorgan dermalen Ursprungs ist, bilden sich also die lichtempfindenden Elemente des Wirbeltierauges aus einem an die Peripherie gerückten Teil des Gehirns. Mit anderen Worten: der Opticus ist kein peripherer Nerv, sondern eine centrale Leitungsbahn, d. h. eine Leitungsbahn zwischen verschiedenen Teilen des Centralorganes selbst. Der eine davon ist die Retina, von der später noch die Rede sein wird, der andere das Gehirn; gleichwohl ist zu betonen, daß die Histogenese der Retina sich prinzipiell ebenso gestaltet, wie die des Nervengewebes überhaupt.

An der Stelle, wo die Augenblase die Epidermis berührt, beginnt letztere zu wuchern, während gleichzeitig die vordere Wand der Blase derart einsinkt, daß ein doppelwandiger Becher, oder, wie der Ausdruck gewöhnlich lautet, eine sekundäre Augenblase daraus resultiert. Das innere und äußere Blatt derselben verwachsen später miteinander, und aus dem ersteren gehen die definitive, lichtpercipierende Haut, die Retina, aus dem letzteren dagegen das sogenannte Pigmentepithel, sowie die Iris-Muskulatur (Sphincter und Dilator) hervor.

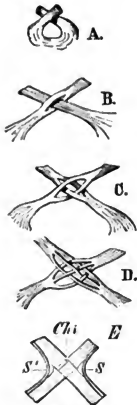
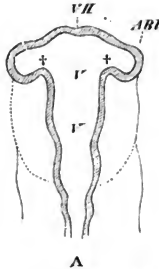
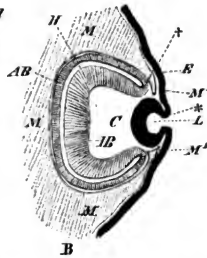


Fig. 189.



A



B

Fig. 190.

Fig. 189. Chiasma nervorum opticorum. Halbschematisch. A Von der größten Mehrzahl der Fische. B Vom Häring. C Von *Lacerta agilis*. D Von einem Agamen. E Von einem höheren Säuger. Chi Chiasma der nach innen liegenden gekreuzten Nervenbündel, Co Kommissur, S, S' Seitenfasern.

Fig. 190. A Anlage der primitiven Augenblasen (AB). VH Vorderhirn, V, V Ventrikelraum des Gehirns, welcher bei †† mit der Höhle der primitiven Augenblasen in weitester Kommunikation steht. B Halbschematische Darstellung der sekundären Augenblase und der vom Ektoderm sich abschnürenden Linse. C Vom Glaskörper erfüllter Raum zwischen Linse und Retina, H Höhle der sekundären Augenblase, IB inneres Blatt der sekundären Augenblase, aus welchem sich die Retina bildet, L Linse, welche als becherartige Einsenkung vom Ektoderm (E) aus entsteht, M, M mesodermiales Gewebe, welches bei M', M' zwischen Epidermis und der davon sich abschnürenden Linse hineinwuchert und sich zur hinteren Schicht der Cornea, sowie zur Iris differenziert, † Umschlagstelle des inneren Blattes in das äußere Blatt (AB), aus welchem das Pigmentepithel hervorgeht, * Umschlagsrand des Ektoderms.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge gestalten sich so, daß sich jenes oben erwähnte epidermoidale Zellpaket in die Augenlinse (Lens crystallina) differenziert und allmählich in das Innere des Auges zu liegen kommt. Ebendasselbst bildet sich auch der sogenannte Glaskörper (Corpus vitreum), und zwar scheint derselbe, soweit nicht die ernährenden Blutbahnen (Vasa hyaloidea propria) in Betracht kommen, ektodermaler Abkunft zu sein. Die feineren genetischen Vorgänge sind jedoch noch Gegenstand der Kontroverse.

1) Die Gefäße des Glaskörpers, welche mit den Gefäßen der Netzhaut und mit den fetalen Linsengefäßen eine morphologische Einheit bilden, schwanden wieder nach Ablauf der Entwicklung.

Wie nun im Innern der sekundären Augenblase zahlreiche Blutbahnen auftreten, so gilt dasselbe auch für deren äußere Peripherie, wo sich eine förmliche Gefäßhaut, die sogen. **Chorioidea** s. *Tunica vasculosa oculi*, ausbildet.

Diese differenziert sich an ihrer vorderen Zirkumferenz zur sogen. **Regenbogenhaut oder Iris** (Fig. 191 *Ir*), legt sich unter Erzeugung eines radiär angeordneten Faltensystems (*Corpus ciliare*) mit diesem vorhangartig vor die Linse, erhält hier später einen Ausschnitt (**Schloch, Pupille**) und erlaubt so den Lichtstrahlen den Eintritt. Dies

geschieht in geringerem oder höherem Grade, je nachdem der in der Iris vorhandene *Musculus dilatator* oder *constrictor* (*Sphincter*) in Wirkung tritt. Es handelt sich somit um eine Art von Blendungsapparat.

Wie nun die Pupille, je nach verschiedenen physiologischen Zuständen, einem Wechsel hinsichtlich ihrer Form und Ausdehnung unterworfen ist, so gilt dies auch für die Linse, welche entweder ihren Ort oder ihre Form ändern und so sich für die Nähe oder für die Weite einstellen kann. Was die Formänderung betrifft, so handelt es sich bald um eine Abplattung, bald um eine Vorwölbung. Erstere tritt ein beim Sehen in die Ferne, letztere beim Sehen in die Nähe. Kurz, es handelt sich um einen sehr feinen **Akkommodationsapparat**, und dieser steht unter der Herrschaft eines zu den Falten des *Corpus ciliare* in innigen Lagebeziehungen stehenden, dem *N. oculomotorius* unterworfenen Muskels (*M. ciliaris* s. *tensor Chorioideae*), welcher in ringartiger Anordnung an der Übergangsstelle der Sklera in die Cornea entspringt und sich an dem peripheren Rand der Iris inseriert (Fig. 191 *Lc*). Die

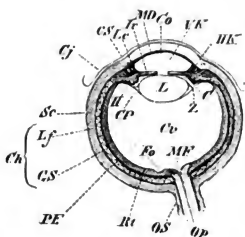


Fig. 191. Horizontalschnitt durch das linke Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *C* Ciliarkfortsatz, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefäßschicht (*GS*), *Cj* Conjunctiva, *Co* Cornen, *Op* Canalis Petitii, *CS* Sinus venosus sclerae, (Canalis Schlemmi) (die punktierte Linie sollte durch die Sklera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Öffnung weiter geführt sein), *Cv* Corpus vitreum, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *HM* hyaloidea, *Ir* Iris, *L* Linse, *Lc* Ligamentum ciliare, *MD* Lamina elastica posterior (Membrana Descemetii), *MF* „Blinder Fleck“, *OS* Opticusscheide, *Op* *N. opticus*, *PE* Pigmentepithel der Retina, *Rt* Retina, *Sc* Sklera, *VK*, *HK* vordere und hintere Augenkammer, *Z* Zonula ciliaris (Zinii).

soeben geschilderte, auf einer Wölbungsänderung der Kristalllinse beruhende Akkommodation beherrscht das Auge der Säugetiere, Vögel, Eidechsen und Schildkröten. Bei Fischen, Amphibien und Schlangen erfolgt die Akkommodation nach einem anderen Prinzip, nämlich durch Änderung des Linsen-Netzhautabstandes (vergl. das Kapitel über das Sehorgan der Fische).

An der äußeren Peripherie der als Chorioidea bezeichneten Gefäßhaut liegt ein Lymphraum (Perichorioidealraum), und nach außen von diesem endlich trifft man auf eine derbe, fibröse oder wohl auch teilweise knorpelige oder gar verknöcherte Schicht, die man als **Sclera** bezeichnet (Fig. 191 *Sc*). Auch diese ist von einem Lymphraum umgeben.

Während die Sklera nach hinten in die Opticusscheide (OS) und von dort aus in die Dura mater übergeht, setzt sie sich nach vorne unter Aufhellung ihres Gewebes in die sogen. **Hornhaut** oder **Cornea** fort und erhält hier auf ihrer freien Fläche von seiten der **Bindehaut (Conjunctiva)** einen epithelialen Überzug (Fig. 191, Co, Cj). Sklera und Cornea zusammen stellen ihrer derben Beschaffenheit wegen eine Art von Außenskelett des Auges dar und garantieren so zusammen mit der gallertigen Masse des Glaskörpers die für die Integrität der nervösen Endapparate notwendige Expansion des ganzen Augapfels. Zwischen Hornhaut und Iris, bezw. Linse liegt ein weiter Lymphraum, die sogen. vordere Augenkammer (Fig. 191, VK).

Bei allen Wirbeltieren liegt in der endothelial ausgekleideten Kammerbucht oder in deren Wand ein Venen-Plexus (Circulus venosus Schlemmii), der vom Kammerwasser bespült wird, und bei niederen Vertebraten, seinen Abfluß nach der Chorioidea, bei den höheren nach der Conjunctiva hin hat.

Einen wichtigen Schutzapparat für das Auge bildet die tiefe, vom Kopfskelett gebildete Orbitalbucht. Dazu kommen noch gewisse **Neben- oder Hilfsapparate**, die sich in drei Kategorien bringen lassen:

1. **Augenlider (Palpebrae),**
2. **Drüsenorgane,**
3. **Muskeln (Bewegungsapparat des Bulbus oculi).**

So finden wir also den Augapfel aufgebaut aus einem System konzentrisch geschichteter Häute, die von innen nach außen als Retina (Nervenhaut), als Chorioidea (mit Iris) (Gefäßhaut) und als Sklera (mit Cornea) (Skeletthaut) bezeichnet werden. Das Innere des Auges ist erfüllt von lichtbrechenden Medien, nämlich von der Linse und dem Glaskörper.

Wie das Geruchsorgan, so unterliegt auch das Sehorgan in seiner Struktur äußeren Einflüssen. Diese bringen dasselbe bald zu außerordentlich feiner Entwicklung, bald zur Rückbildung, oder gar zum gänzlichen Schwund, kurz, sie wirken in der allerverschiedensten Weise modifizierend und umgestaltend auf dasselbe ein.

Von großem Interesse sind deshalb jene Tiere, die durch ihren Aufenthalt an dunklen Orten, wie z. B. in der Tiefe der Meere und Seen oder in Höhlen, ihre Sehorgane entweder teilweise oder gänzlich eingebüßt haben. Vertreter davon finden sich vorzugsweise unter den Wirbellosen: bei Arthropoden und Krustern, sowie unter den in den Körperhöhlen schmarotzenden Würmern. Von Vertebraten wären anzuführen: die blinden Fische: *Amblyopsis spelaeus*, *Troglichthys* und *Typhlogobius* Nordamerikas, unter den Amphibien die nordamerikanischen Höhlenmolche *Spelerpes maculicauda*, *Typhlotriton* und *Typhlomolge*, sowie der im Karstgebirge hausende Olm (*Proteus anguineus*) und die Gymnophionen, unter den Reptilien: *Typhlops vermicularis* und *Rhineura floridana*, unter den Säugetieren endlich der Maulwurf etc.

Fische und Dipnoër¹⁾.

Die Organe der Lichtempfindung des *Amphioxus* setzen sich je aus zwei Zellen zusammen, nämlich aus einer schalen oder becherartig geformten Pigmentzelle und aus einer in den Hohlraum dieser schwarzen Schale eingebetteten „Sehzelle“, die sich auf ihrer freien Seite in einen Nervenfortsatz auszieht (Fig. 192, B). Die andere Zellfläche, welche gegen den Pigmentbecher schaut, trägt einen zarten Stiftchensaum.

Derartig geformte, an die Augen der Plathelminthen erinnernde „Becheraugen“ des *Amphioxus* sitzen zu beiden Seiten und ventral vom Centralkanal, und zwar dem Lumen fest angelagert.

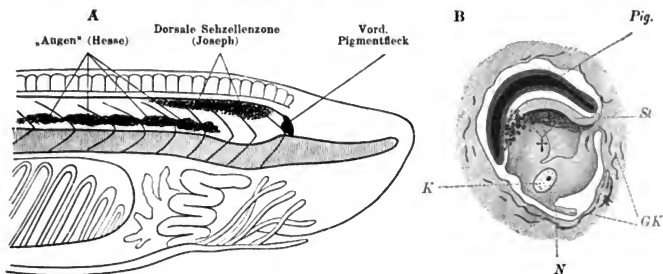


Fig. 192 A. Der vordere Abschnitt von *Amphioxus lanceol.* Mit Zugrundelegung einer Abbildung von H. Joseph.

Fig. 192 B. Ein Heide'sches Sehorgan aus dem Rückenmark eines erwachsenen *Amphioxus*. Nach H. Joseph. GK Kapsel mit Gliaelementen, K Kern der Sehzelle, N Nervenfortsatz und † granulierter Saum derselben, Pig Pigmentschale (dreischichtig), St Stäbchensaum der Sehzelle.

In der Längsrichtung des Tieres sind sie zu Gruppen geordnet, welche den einzelnen Muskelsegmenten entsprechen (Fig. 192, A). Vom vierten Segment an entfallen auf jede Gruppe etwa 25 Stück; nach der Mitte zu nimmt die Zahl aber mehr und mehr ab, bis sie endlich im Schwanzbereich ganz aufhören, oder doch nur noch sehr spärlich entwickelt sind.

Auch im Bereich der Dorsalregion des oralen Nervenrohrbezirkes (Fig. 192 A) finden sich sehzellenartige Gebilde, die mit den oben geschilderten Sehzellen in vielen Punkten übereinstimmen, aber keine Spur von Pigment besitzen.

Endlich ist noch der an der Vorderwand des „Hirnventrikels“ befindliche, von Nerven versorgte Pigmentfleck zu erwähnen, der von vielen Seiten als (rudimentäres) Sehorgan aufgefaßt wird (Fig. 192 A).

¹⁾ Tastorgane in ganz besonderer Ausbildung treten bei vielen Tiefsee-Fischen, sowie auch bei vielen Wirbellosen an die Stelle der Augen. Meist sitzen sie auf langen, fühlertartigen Barteln in der Nähe des Mundeinganges.

So hat man also zwischen drei Organen die Wahl; eines aber steht absolut fest, daß nämlich der *Amphioxus* auf plötzliche Beleuchtung reagiert, wenn irgend ein Teil des „Kopfes“ oder des Rückenmarkes, soweit dasselbe Pigment besitzt, beleuchtet wird.

Die Augen des **Cyclostomen** erreichen nur einen sehr geringen Entwicklungsgrad, nicht allein hinsichtlich der Struktur der Retina, sondern auch, was z. B. die Myxinoiden betrifft, durch den Mangel einer Linse, Iris, einer differenzierten Sclera und Cornea, sowie endlich durch die fehlenden Augenmuskeln und die Persistenz der *Fissura chorioidea*. Dazu kommt noch die subkutane Lage des Myxinoiden- und Ammocetes-Auge. Bei *Petromyzon* verdünnt sich die aufliegende Hautschicht zurzeit der Metamorphose des Tieres. Das-

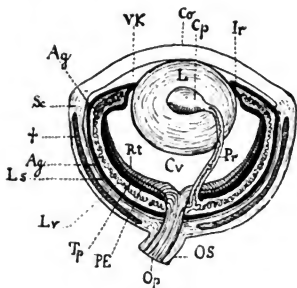


Fig. 193.

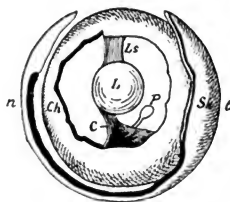


Fig. 194.

Fig. 193. Typus des Fischauges. *Ag* Argentea, *Co* Cornea, *Cp* Campanula Halleri, *Cv* Corpus vitreum, *Ir* Iris, *L* Linse, *La* Lamina suprachorioidea, *Lv* Lamina vasculosa, *Op* Opticus, *OS* Opticusseide, *PE* Pigmentepithel, *Pr* Processus falciformis, *Rt* Retina, *Sc* Sclera mit Knorpel- beziehungsweise Knocheneinlage (*†*), *Tp* Tapetum, *VK* vordere Kammer.

Fig. 194. Linkes Auge von *Orthogoriscus mola* (Mondfisch) nach Abtragung der Hornhaut und Iris. *C* Campanula, *Ch* Chorioidea, *L* Linse, *La* Ligamentum suspensorium lentis, *n* Naseuseite, *P* Papille, *Sk* Sclera, *t* Temporalseite. Pach Th. Beer.

selbe wird nun, nachdem es vorher blind oder halbblind gewesen war, sehend, und zugleich erhebt sich das Organ auf eine höhere Organisationsstufe, obgleich der primäre Hohlraum in der Linse nie ganz verschwindet. Offenbar handelt es sich beim Cyclostomen-Auge um Rückbildungsprozesse.

Die Augen der **übrigen Fische**, sowie der **Dipnoër** sind mit wenigen Ausnahmen von beträchtlicher Größe, und allen liegt der in der Einleitung zu diesem Kapitel skizzierte Bauplan zugrunde. Die Sclera ist gewöhnlich in großer Ausdehnung verknorpelt und nicht selten zum Teil in Kalkknorpel oder in Knochensubstanz umgewandelt.

Die auf ihren beiden Flächen gleich stark gewölbte Linse ist ganz oder annähernd kugelig und besitzt dementsprechend einen hohen Brechungsindex. Sie berührt mit ihrem vorderen Pol die

mäßig gekrümmte Hornhaut und nimmt auf Grund ihres Volumens einen beträchtlichen Raum im Bulbus ein, so daß für den Glaskörper verhältnismäßig nicht mehr viel Platz übrig bleibt.

Die Linse ist also bei Fischen für das Sehen in der Nähe eingerichtet. Mit anderen Worten: das Fischauge ist im Ruhezustand kurzsichtig, und seine aktive Akkommodation für die Ferne („negative Akkommodation“) hängt offenbar mit dem Wasserleben zusammen. Das nasse Element ist ja nirgends auf so große Strecken durchsichtig wie die Luft. Darin liegt also ein bemerkenswerter Gegensatz zu den meisten terrestrischen Tieren, deren im Ruhezustand für parallele, oder sogar konvergente Strahlen eingerichtetes Auge aktiv für die Nähe eingestellt werden muß (positive Akkommodation). Letzteres geschieht, wie bereits erwähnt, meist durch Wölbung der Linse, die Akkommodation (für die Ferne) bei Fischen dagegen durch Änderung des Linsen-Ortes, d. h. die an und für sich keiner Formänderung fähige Linse wird der Netzhaut genähert durch die Wirkung eines als Akkommodationsmuskel wirkenden Gebildes, des sogen. *Musculus retractor lentis*¹⁾.

Was die Iris betrifft, so ist sie nur bei wenigen, in seichtem Wasser lebenden und mit nach oben gestellten Augen ausgestatteten Species ausgiebiger Bewegungen fähig.

Nach außen von der Chorioidea findet sich eine silber- oder grün-golden schimmernde Membran, die sogen. *Argentea*. Sie erstreckt sich entweder auf das ganze Augen-Innere (Teleostier), oder beschränkt sich auf die Iris (Selachier). Eine zweite, metallisch glänzende Haut, das *Tapetum cellulosum s. lucidum*, liegt bei Selachiern auswärts von derjenigen Schicht der Chorioidea, welche man als Chorio-capillaris bezeichnet. Bei Teleostiern und Petromyzonten scheint kein Tapetum vorzukommen²⁾.

Die Sclera ist häufig (Selachier, Sturionen) in größter Ausdehnung verknorpelt, und nicht selten kommt es gegen den Cornealrand zu auch noch zur Verknöcherung (gilt auch für Teleostier).

Ein ganz besonderes Interesse beanspruchen die an eigenartige biologische Verhältnisse angepaßten Augen gewisser Tiefseefische sowohl hinsichtlich ihrer Lage als ihres eigenartigen Baues. Während im allgemeinen das Fischauge seitlich gestellt ist, so daß nur ein monokuläres Sehen möglich ist, sind die an ein Opernglas erinnernden „Teleskopaugen“ von *Argyrops*, *Opisthoproctus* und *Gigantura*, *Winteria* und *Dolichopteryx* mit ihren Längsachsen einander fast parallel, d. h. rostral oder dorsal, gerückt, so daß ein binokuläres Sehen stattfinden kann. Ferner

1) Dieses, glatte Muskeln, Gefäße und Nerven führende Gebilde stellt eine mehr oder weniger hohe Leiste (*Processus falciformis*) dar, deren vorderes Ende als *Campanula Halleri* bezeichnet wird. Es verläuft am Boden des Auges bald mehr an der äußeren, bald an der inneren Seite von hinten nach vorne. Der *Processus falciformis* bildet sich dadurch, daß einwuchernde Gefäße beide Blätter der embryonalen Retina in das Glaskörper-Innere bis zur Linse vortreiben. Aus dem äußeren Blatt der Retina entstehen die glatten Muskelelemente, und die Gefäße gehören zu den schon früher besprochenen Glaskörpergefäßen.

2) Über die Bedeutung eines neben der Eintrittsstelle der Sehnerven zwischen *Argentea* und Pigmentepithel eingeschobenen Wundernetzes („*Choroidaldrüse*“) (vergl. das Gefäß-System) ist nichts Sicheres bekannt.

ist der beim Fischeuge gewöhnlich nicht sehr große Abstand zwischen Cornea und Augenhintergrund bei jenen Formen teleskopartig ausgezogen, so daß die Sagittalachse des Auges bedeutend größer ist als die Querachse¹⁾.

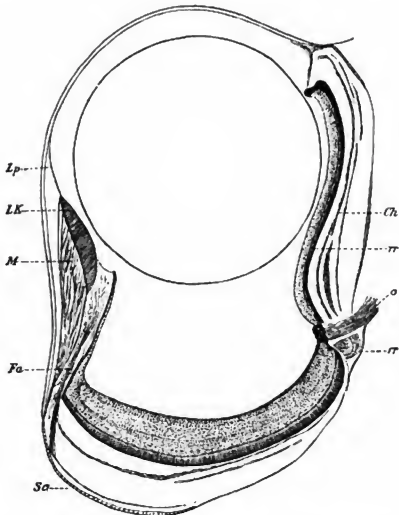


Fig. 195. Sagittalschnitt durch das ausgebildete Auge von *Dissomma*. Nach A. Brauer. *Lp* Ligamentum petinatum, *LK* Linsenkeise, *M* glatter Muskel, *Fa* Fasern der Argentea, *Sc* Sclera, *Ch* Chorioidea, *rr* Nebenretina, *O* Opticus, *rr*¹ abgeschnürtes Stück der Nebenretina.

Die physiologische Bedeutung der Teleskopaugen liegt in erster Linie darin, von der geringen Lichtquelle der Retina möglichst viele Strahlen zuzuführen und dieselben über einen großen Teil der Retina zu verbreiten. Über die Stielaugen des Tiefseefisches *Styl-ophthalmus* vergl. die Fig. 196.

1) Die betreffenden Augen sind noch weiter charakterisiert: durch eine außerordentlich große Linse, eine sehr stark gewölbte, bei manchen Formen nicht nur die Linse, sondern auch die laterale Augenwand überdeckende Cornea, den fast vollständigen Mangel einer Iris, durch eine eigentümliche Gestaltung der Retina, welche in eine Hauptretina und in eine weitaus kleinere, meist nur an der medialen Wand des Auges sich findende Nebenretina zerfällt. Die Augenmuskeln zeigen eine verschieden starke Verlagerung und Reduktion, während der Akkommodationsapparat, das Anhängband und der Retractor lentis bei allen untersuchten Formen wohl entwickelt sind, so daß also die Augen dieser Tiefseefische ebenso gut auf verschiedene Entfernungen eingestellt werden, wie die der Oberflächenfische.

Das im Gegensatz zum Fischauge auffallend kleine Auge der **Dipnoër** ist bis jetzt nur von *Protopterus* näher bekannt. Es besitzt eine sehr dünne, spärlich entwickelte Hornhaut, über welche, ähnlich wie bei Cyclostomen, die äußere Haut hinwegzieht. Die Sclera enthält eine bis zum Aquator reichende Knorpelplatte, und die Chorioidea zeigt nur eine geringe Ausbildung. Die Iris be-

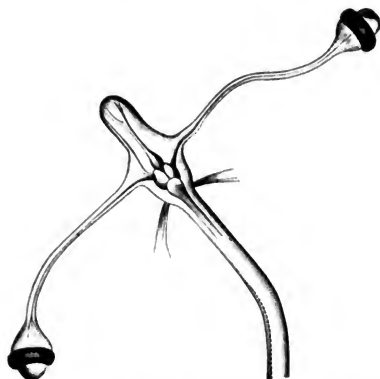


Fig. 196. Jugendform eines Fisches, *Stylophthalmus*, Branner (Vorderende), mit Stielgängen. Aus dem Indischen Ozean. Nach Chun.

steht aus drei verschiedenen Schichten, und von einem Ciliarkörper ist nichts nachzuweisen. Die Linse ist groß, kugelig, und von einem Processus falciformis, einem Tapetum, einer Argentea und Chorioidaldrüse fehlt jegliche Spur. Wie die Akkommodation erfolgt, ist unbekannt.

Alles in allem erwogen ist dem Auge des *Protopterus* eine Mittelstellung zwischen dem Sehorgan der Ganoiden und dem der Urodelen zuzuweisen.

Amphibien.

Die Augen der Amphibien besitzen im allgemeinen nur eine geringe Größe und dokumentieren denjenigen der Fische gegenüber in ihrer Entwicklung keinen wesentlichen Fortschritt, jedoch ist die Hinterfläche ihrer großen Linse ungleich stärker gewölbt, als die vordere. Dies tritt bei Anuren stärker hervor als bei Urodelen. Junge Tiere und Larven besitzen in der Regel einen kleineren Linsen-Index als erwachsene, so daß also die Linse im Laufe der individuellen Entwicklung sich mehr und mehr von der Kugelform entfernt. Einer Veränderung ihrer Krümmung ist die Linse beim Frosch nicht fähig, jedoch ist ein *M. protractor lentis dorsalis et ventralis* vor-

handen, der bei den Akkommodationsbewegungen zweifellos eine Rolle spielt. Daneben existiert aber auch ein *M. ciliaris*.

Auch bei Urodelen findet sich neben einem Ciliarmuskel noch ein *M. protractor lentis ventralis*, er zeigt aber von dem der Anuren einen gänzlich verschiedenen Verlauf, so daß die Akkommodationsbewegungen hier sicherlich anders vor sich gehen. Ob und wie der *M. protractor lentis ventralis* mit dem *Retractor lentis* der Fische parallelisiert werden kann, ist unbekannt¹⁾.

Wie bei Fischen, so enthält auch bei manchen Amphibien, und zwar sowohl bei Anuren als bei Urodelen, die Sclera hyalin-knorpelige, häufig pigmentierte Elemente eingesprengt. Verknöcherungen sind bis jetzt nicht beobachtet.

Die Wölbung der Hornhaut ist beträchtlich, und die Gesamtform des Bulbus nähert sich einer Kugel. Die Pupille besitzt nicht immer eine runde Form, sondern ist da und dort, wie z. B. bei *Bombinator igneus*, dreieckig.

Der Chorioidea fehlt eine *Argentea*, ein *Tapetum*, eine Chorioidaldrüse, ein *Processus falciformis* samt einer *Campanula Halleri*; sie zeichnet sich also den Fischen gegenüber durch ein negatives Verhalten aus. Der Glaskörper besitzt übrigens Gefäße, die der *Campanula* der Fische homolog sind. Bei Urodelen treten die Ciliarfortsätze in den ersten Spuren auf; viel deutlicher sind sie bei Anuren entwickelt.

Die Iris besitzt eine wohl ausgeprägte, glatte Muskulatur.

Von den reduzierten Augen der Höhlen- und Tiefseefauna war oben schon die Rede.

Reptilien und Vögel.

Bei Sauropsiden erreicht der *Bulbus oculi* — und dies gilt namentlich für die Vögel²⁾ — eine im Verhältnis zum Kopf viel gewaltigere Größenausdehnung, als bei Amphibien. Im Bereich der Sclera finden sich in der Regel knorpelige oder knöcherne Elemente, welche eine ringförmige Anordnung zeigen.

Während der *Bulbus* der Reptilien im allgemeinen rundlich ist, erscheint er bei Vögeln — und dies gilt vor allem für Nachtraubvögel, viel weniger für Wasservögel — farnrohrartig in die Länge gestreckt und in zwei Portionen, eine vordere größere und eine hintere kleinere, scharf abgeknickt (Fig. 198). Erstere wird nach vorne zu durch die außerordentlich stark gewölbte *Cornea* (*Co*) abgeschlossen und beherbergt eine sehr geräumige vordere Augenkammer (*VK*), sowie einen stark entwickelten, sehr komplizierten, in mehrere Portionen zerfallenden, quergestreiften *Musculus ciliaris*.

Bei Reptilien zeigt er sich ebenfalls, wenn auch nicht so stark, ausgebildet und ist quergestreift. Die exzessive Entwicklung beim

¹⁾ Beide Protractoren verlaufen beim Frosch vom Ciliarkörper aus zur corneo-scleralen Grenze.

²⁾ Das Vogelauge schließt sich am nächsten an das der Echsen an.

Vogel steht in Korrelation mit einer schärferen Differenzierung des Strahlenkörpers, wie denn überhaupt das Vogelauge eine in der Wirbeltierwelt einzig dastehende Ausbildung und physiologische Leistungsfähigkeit erreicht.

Bei allen Sauropsiden, mit Ausnahme der Schlangen (s. oben), erfolgt die Akkommodation nach dem bei Säugetieren herrschenden Modus.

Während sich bei Reptilien noch ein Tapetum entwickeln kann, ist dies mit der Argentea und der Chorioidealdrüse nie mehr der Fall, und auch den Vögeln fehlen alle diese Gebilde. Bei Vögeln findet sich eine der Leiste (*Proc. falciformis*) des Fisch- auges partiell homologe Bildung, nämlich der sogen. Fächer¹⁾.



Fig. 197.

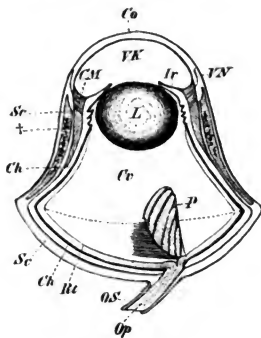


Fig. 198.

Fig. 197. Scleral-Knochenring von *Lacerta muralis*.

Fig. 198. Auge eines Nachtraubvogels. *Ch* Chorioidea, *CM* Ciliarmuskel, *Co* Cornea, *Cv* Corpus vitreum, *Ir* Iris, *L* Linse, *OP*, *OS* Opticus und Opticusscheide, *P* Pecten, *Rt* Retina, *Se* Sclera mit Knocheneinlage bei †, *VK* vordere Kammer, *VN* Verbindungsnaht zwischen Sclera und Cornea. Die zwischen der größten Breite des Bulbus gezogene punktierte Linie zerfällt denselben in ein vorderes und hinteres Segment.

Er stellt eine mehr oder weniger stark gefaltete, pigmentierte, viereckige Platte dar, welche aus dem proximalen Abschnitte der Augenblasenspalte in den Glaskörperraum wechselnd weit emporragt, während der distale Abschnitt der Spalte geschlossen ist. Im Innern finden sich Blutgefäße, und wie bei Reptilien der Zapfen, so hat auch der Fächer oder Kamm der Vögel mit der Akkommodation nichts zu schaffen, sondern dient wesentlich zur Ernährung des Augenkernes und der Netzhaut.

Die bei allen Reptilien und Vögeln von einer quergestreiften Muskulatur regierte und deshalb auf Lichteindrücke blitzartig schnell reagierende Iris zeigt oft eine sehr lebhafte Färbung, und dies beruht auf der Anwesenheit, nicht nur von Pigment, sondern auch von bunten Fetttropfen.

¹⁾ Bei Reptilien, wo das betreffende Gebilde sehr verschiedene Grade der Ausbildung zeigt und nicht immer dem Fächer der Vögel gleichwertig ist, würde man dafür aus formellen Gründen besser die Bezeichnung Zapfen oder Polster gebrauchen. Seiner Hauptmasse nach besteht der von der Stelle des Opticus-Eintrittes an mehr oder weniger weit ins Augennere vorragende Zapfen aus Blutgefäßen, erinnert an einen Schwellkörper und ist wahrscheinlich mit der Abscheidung von Augenwasser betraut.

Die Pupille ist in der Regel rundlich, doch kann sie auch eine senkrechte Spalte darstellen, wie z. B. bei manchen Reptilien und bei Eulen.

Die Linse der Reptilien zeigt sowohl hinsichtlich ihrer feineren Struktur als auch ihrer Form bei den einzelnen Gruppen sehr groe Verschiedenheiten. Ihr Index ist bei den Schlangen am kleinsten, bei den Sauriern in der Regel am groten.

Die Linse der Vogel bietet eine hnliche Mannigfaltigkeit der Form, wie die der Reptilien, nur fehlen so kugelige Linsen, wie sie die Nattern und Vipern besitzen, vollstndig. Durch sehr groe Linsen zeichnen sich die Nachtraubvogel aus.

Suger.

Bei Sugern, und zwar am vollstndigsten bei Primaten, wird der Bulbus in der Regel in groerer Ausdehnung von der knochernen Orbitalkapsel umhllt, als bei den meisten brigen Vertebraten, und darin mag zum Teil der Grund dafr zu suchen sein, da sich im Bereich der Sclera keine knorpeligen und knochernen Teile mehr entwickeln, sondern da die Sclera nur fibroser Natur ist¹⁾.

Die Cornea zeigt, mit Ausnahme der wasserbewohnenden Suger, bei welchen sie flacher ist, eine ziemlich gute Wlbung, und der ganze Bulbus ist von mehr oder weniger rundlicher Gestalt.

Ein entweder aus Zellen oder aus Fasern bestehendes, nach auen von der Membr. choriocapillaris liegendes Tapetum (P. cellulosum et fibrosum) existiert in der Chorioidea zahlreicher Sugetiere und erzeugt (durch Interferenz-Erscheinungen) die im Dunkeln „leuchtenden Augen“ (Carnivoren, Robben, Wiederkuer, Einhufer etc.). Erst bei Sugetieren, wenn auch nicht bei allen, kommt es zu einer Scheidung der kapillren Gefe (Membrana choriocapillaris) von den groeren arteriellen Bahnen der Chorioidea. Die Venen (in wirbelfrmiger Anordnung) liegen nach auen von den Arterien.

Gewisse, einem Processus falciformis, resp. einem Pecten homologe Bildungen treten bei Sugetieren nur in der Fetalzeit auf.

Der Ciliarmuskel fhrt nur glatte Elemente, und die Linse ist an ihrer vorderen Flche weniger stark gewlbt als an ihrer hinteren, mit welcher sie in die sogenannte Fossa patellaris des Glaskrpers eingelassen ist. Die Pupille ist nicht immer rund, sondern kann queroval sein (Ungulaten, gewisse Beuteltiere, Cetaceen u. a.) oder eine senkrechte Spalte darstellen (Felines)²⁾.

Retina.

Der rechtwinkelig, oder unter einem spitzen Winkel in den Bulbus einstrahlende Sehnerv erfhrt an der Stelle seines Eintrittes eine Einschnrung, erzeugt ein Chiasma und lst sich dann in die licht-

¹⁾ Bei Wltieren rreicht die Sclera und mit ihr die Opticus-Scheide eine extreme Mchtigkeit (Schutz gegen die pltzlichen, bedeutenden Druckschwankungen beim Tauchen).

²⁾ Im Auge des Maulwurfs, welches flach auf dem Schdel aufliegt und jeglichen knochernen Schutzes entbehrt, handelt es sich um Beibehaltung gewisser embryonaler Charaktere. Vielleicht kann man aber die betreffenden Befunde richtiger auf den Umstand zurckfhren, da das Auge, weil fr dieses Tier ohne Bedeutung, hnlich wie bei Proteus und anderen nchtlichen Tieren, sozusagen ins Schwanken geraten ist.

perzipierenden Elemente der Retina auf. Letztere muß also in der Umgebung des in der Physiologie als blinder oder Mariotte'scher Fleck bekannten Nerveneintrittes die größte Dicke besitzen und nach vorne, gegen das Corpus ciliare zu, allmählich an Stärke abnehmen, bis sie schließlich gegen den Irisursprung hin nur noch aus einer einfachen Zellenlage besteht.

• Nach außen von jener Netzhautschicht, die später als äußere Körnerschicht wieder Erwähnung finden soll, liegt eine strukturlose helle Haut, die Limitans externa. Das, was man früher als Limitans in-

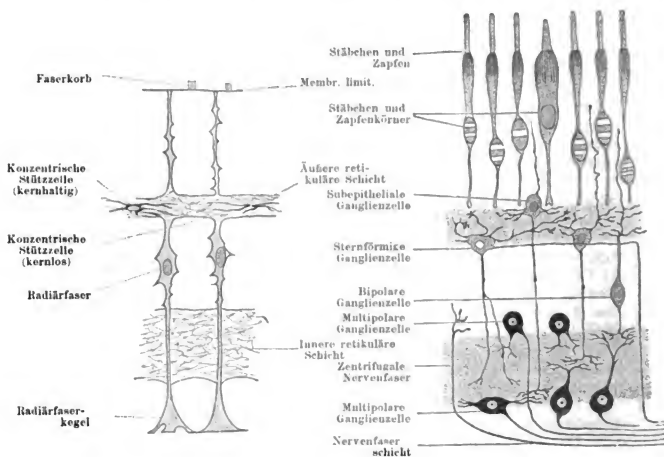


Fig. 199. Links Stützelemente, rechts nervöse und epitheliale Elemente der Netzhaut. Schema. Nach Ph. Stöhr.

terna auffaßte, gehört, streng genommen, zum Glaskörper und ist nichts anderes, als die Membrana hyaloidea desselben.

Die in frischem Zustande vollkommen durchsichtige Netzhaut besteht aus zwei, histologisch und physiologisch verschiedenen Substanzen, nämlich aus einer Stütz- und einer nervösen Substanz. Erstere, das sogen. Fulcrum, welches sich zwischen der Limitans interna und externa wie zwischen zwei Rahmen ausspannt, geht aus der ursprünglich epithelialen Anlage hervor und gehört morphologisch zu den ektodermalen Stütz- und Isolationselementen des centralen Nervensystems (s. dieses).

Die nervösen Elemente sind in konzentrischen Schichten angeordnet und verhalten sich folgendermaßen:

I. Inneres Blatt der sekundären Augenblase.

A. Gehirnschicht.

1. Nervenfaserschicht (Schicht der Opticusfasern).
2. Ganglienzellenschicht.
3. Innere retikuläre Schicht.
4. Körnerschicht (innere Körnerschicht).
5. Äußere retikuläre oder subepitheliale Schicht.

B. Epithelschicht.

6. Schicht der Sehzellen (äußere Körnerschicht mit den Stäbchen und Zapfen).

II. Äußeres Blatt der sekundären Augenblase.

7. Pigmentepithel (Epithel der Retina).

Diese Schichten sind so angeordnet, daß die Nervenfaserschicht zunächst dem Glaskörper, d. h. zu innerst, die Stäbchenzapfenschicht aber zunächst der Chorioidea, also am meisten nach außen, liegt.

Somit liegen im Wirbeltierauge die letzten Endglieder der Epithelschicht, d. h. die Stäbchen und Zapfen, sowie die zugehörige äußere Körnerschicht nach außen, d. h. den einfallenden Lichtstrahlen geradezu abgewandt. Letztere müssen also, bis sie zu ihnen gelangen, sämtliche nach innen von ihnen gelegene Retinaschichten durchsetzen, und darin liegt einer der Hauptunterschiede des Vertebraten-Sehorgans von demjenigen der Wirbellosen.

Fische besitzen die absolut längsten Stäbchen, so daß hier die Dicke der Stäbchenschicht ein Drittel, ja sogar in seltenen Fällen die Hälfte der ganzen übrigen Netzhaut betragen kann. Bei Säugern macht sie etwa den vierten Teil aus, und ähnlich verhält es sich auch bei Vögeln.

Die dicksten Stäbchen (die Zapfen sind viel kleiner) besitzen Frösche und Salamander, vor allem die Spelerpesarten, wo auf dem Raum eines Quadrat-Millimeters nur etwa 30000 Stäbchen Platz haben, während der Mensch auf demselben Raum deren 250000—1000000 besitzt. Die Vögel halten darin etwa die Mitte.

Während bei Fischen, Vögeln und Säugern die (phyletisch älteren) Stäbchen den Zapfen gegenüber weitaus überwiegen, ist bei den Reptilien gerade das umgekehrte Verhalten zu beobachten, oder es finden sich hier überhaupt nur Zapfen und gar keine Stäbchen. Dazu kommt, daß sich die Zapfen mancher Reptilien, aller Vögel und der Beuteltiere durch buntgefärbte Öltropfen auszeichnen. Bei nächtlich lebenden Tieren treten die Zapfen den Stäbchen gegenüber stark zurück.

In der Netzhaut der meisten Wirbeltiere existiert eine in besonderer Weise organisierte Stelle des schärfsten Sehens. Es ist dies die in der Mitte des hinteren Augensegmentes liegende *Fovea centralis* oder *Macula lutea*. Sie beruht auf der Verdünnung sämtlicher, unter der Stäbchenzapfenschicht liegender Retinaschichten, ja

es schwinden sogar auch die Stäbchen, und nur die Zapfen persistieren (Fig. 191 Fo). Eine Fovea centralis fehlt den meisten Fischen und den Urodelen. Schwach ausgeprägt ist sie bei Anuren und den Sauropsiden. Ganz fehlt sie den Insektivoren, Nagern und anderen Säugern. Ihre eigenen Blutgefäße erhält die Retina erst bei den Säugetieren. Allein auch hier werden sie zum Teil (Hase, Kaninchen), oder total (Meerschweinchen) vermißt. Auch beim Menschen wurde Anangie beobachtet (Hemmungsbildung). Bei allen übrigen Vertebraten (abgesehen vom Aal) ist die Retina noch gefäßlos. Die Glaskörpergefäße leisten hier Ersatz.

Hilfsorgane des Auges.

a) Augenmuskeln.

Der Bewegung des Bulbus oculi stehen im allgemeinen sechs, aus den Somiten hervorgehende, bezüglich ihrer Urgeschichte und ihres entwicklungsgeschichtlichen Verhaltens noch vielfach umstrittene Muskeln vor. Sie zerfallen, ihrem Verlauf entsprechend, in vier gerade Muskeln (*M. rectus superior, inferior, lateralis [externus], medialis [internus]*) und in zwei schiefe Muskeln (*M. obliquus superior und inferior*). Erstere, welche im Hintergrunde der Orbita, und zwar in der Regel von der Duralscheide des *N. opticus* entspringen, beschreiben zusammen einen pyramidalen Hohlraum, dessen Spitze hinten im Augengrund, dessen basale Öffnung dagegen in der Äquatorialebene des Augapfels, d. h. an ihrer Insertionsstelle an der Sclera, gelegen ist.

Die beiden schiefen Augenmuskeln entspringen gewöhnlich nahe übereinander an der inneren, d. h. an der nasalen Seite der Orbita, und indem sie von hier aus den Bulbus dorsal- und ventralwärts in äquatorialer Richtung umgreifen, stellen sie gewissermaßen ein muskulöses Ringband desselben dar¹⁾.

Außer diesen sechs Muskeln, welche sich allein bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoern und Teleostiern finden, existieren häufig noch andere Augenmuskeln, wie z. B. die oft in mehrere Portionen zerfallenden, zuerst bei Amphibien auftretenden und genetisch auf den *M. rectus externus* zurückzuführenden *Retractoires bulbi*. Sie werden vom *N. abducens* versorgt. Von den im Dienst der Augenlider stehenden Muskeln wird später die Rede sein.

Während bei Fischen die Kaumuskulatur noch ausschließlich im Dienste des Palatoquadratum, der Pterygoid- und der Mandibularspange steht, wird bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, ohne daß in allen Fällen der Zusammenhang mit dem Mutterboden gelöst wird, ein Teil jener quergestreiften, in das Trigeminalggebiet fallenden Muskeln in die fibröse Wand der Periorbita über-

1) Eine Abweichung von diesem Verhalten zeigen die Säger, insofern bei ihnen der obere schiefe Augenmuskel tief im Augenhintergrunde entspringt, dann in der Längsachse der Orbita nach vorne gegen den inneren (vorderen) Augenwinkel verläuft, wo er sehnig wird und durch eine faserknorpelige Rolle (*Trochlea*) tritt, welche an dem durch das Stirnbein gebildeten, oberen Augenhöhlenrand festgewachsen ist (daher der Name *Musculus trochlearis*). Erst von dieser Stelle an wechselt der Muskel seine Richtung und lenkt in queren Lauf zum Bulbus ab.

nommen und dem Sehorgan dienstbar gemacht. So zeigt sich z. B. bei *Rana* in der unteren Wand der Periorbita ein Träger und Heber des Bulbus, ein Niederzieher des unteren Lides und eine Art von Spanner der unteren Wand des Orbitalsackes, dessen Ursprünge sich hinter der Periorbita noch in die Masse der Kaumuskeln verfolgen lassen.

Bei den geschwänzten Amphibien kommt noch ein ganz ventral gelegener Faserzug hinzu. Er entspricht dem unmittelbar unter dem Orbitalsack gelagerten, ins untere Lid ziehenden, quergestreiften Muskel der Eidechsen (*Depressor palpebrae infer.*). Ähnlich verhalten sich die Vögel.

Bei den übrigen Wirbeltieren fehlen in der Periorbita quergestreifte Muskeln. Je mehr die Einbeziehung solcher Elemente in die Periorbita in den Hintergrund tritt, zu um so kräftigerer Entwicklung kommt die glatte Muskulatur: der sogen. *Musculus orbitalis*. Schon bei Knochenfischen angebahnt, entfaltet er sich bei Reptilien, namentlich bei Eidechsen und bei Schildkröten viel kräftiger und setzt sich hier als *M. palpebralis* auf den Lidapparat fort.

Bei Säugern unterliegt der *M. orbitalis* bedeutenden Schwankungen und zwar derart, daß er bei noch unvollkommen entwickelter knöcherner Orbitalkapsel einen vollständigen, oder nur einen halben Kegelmantel darstellt. Dieser schließt die Augenhöhle nach hinten ab und vermag bei guter Ausbildung das Auge vorzutreiben und vielleicht auch zu heben. Wird die Orbitalhöhle vollständiger von Knochen umschlossen, so bildet sich der Muskel zurück und verschließt die *Fissura infraorbitalis* (*Homo*).

b) Augenlider (*Palpebrae*).

Augenlider finden sich bei wasserbewohnenden Tieren, vor allem bei Fischen, nur in rudimentärer Form, und zwar als kreis- oder halbkreisförmige, starre Hautfalten oder -Lappen, welche das Auge an seiner oberen und unteren Zirkumferenz von seiner Umgebung mehr oder weniger scharf abgrenzen. Um ein ausgiebiges Schutzorgan kann es sich dabei aber nicht handeln, insofern auch bei relativ guter Ausbildung der Lidränder der größere Teil der Kornea unbedeckt bleibt.

Auch die Augenlider der *Dipnoer* und *Amphibien* sind in der Regel von der umgebenden Haut noch nicht scharf differenziert und stehen, indem sie keiner oder einer nur sehr geringen Bewegung fähig sind, überhaupt noch auf niedriger Entwicklungsstufe. Von der ergänzend eintretenden Nickhaut wird später die Rede sein.

Bei *Sauropsiden* erreichen die Augenlider zum Teil schon eine viel höhere Ausbildung. Zuweilen (*Chamäleo*) geht die Lidbildung in eine Ringform über und wird durch Muskeln beweglich. Ein Hebemuskel für das häufig besser differenzierte (gilt auch für Säuger) obere Augenlid findet sich bei Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugern. Die *Lacertilier*, Schildkröten und Vögel haben einen *M. depressor* des unteren Lides.

Bei Säugetieren endlich, wo die wohl differenzierten Lider eine große Beweglichkeit erreichen können, kommt es durch Abspal-

tung von der mimischen Muskulatur zu einem Schließmuskel (*M. orbicularis* s. *sphincter oculi*) der Lider. Bei vielen Säugern, wie z. B. bei Monotremen, bei gewissen Edentaten, beim Igel und Elefanten, erscheinen die Lider sozusagen noch in primitiver Form und stellen niedere, plumpe, dicke Hautwülste dar. Die dünnen, beweglicheren Lider sind erst sekundär erworben, und zwar unter dem Einfluß der mimischen Muskulatur. Am freien Lidrand können sich schützende Haare (Cilien) entwickeln, während im Innern der Lider eine fibröse, harte Einlage, der sogenannte Lidknorpel (*Tarsus*), auftritt (Fig. 201). Innerhalb desselben liegen die Meibom'schen Drüsen (*Glandulae tarsales*).

Auf der dem Bulbus zugewandten Seite sind die Augenlider aller Vertebraten von der Bindehaut des Auges, d. h. von der in die Kategorie der Schleimhäute gehörigen *Conjunctiva* überkleidet, und indem diese sich auf den Bulbus hinüberschlägt, erzeugt sie den sogenannten *Fornix conjunctivae*¹⁾.

Der Mangel oder die geringe Entwicklung des oberen und unteren Augenlides bei allen unter den Säugern stehenden Vertebraten wird durch das Auftreten der sogen. **Nickhaut** (*Membrana nictitans*) bis zu einem gewissen Grade wenigstens kompensiert²⁾. Diese stellt gewissermaßen ein drittes Augenlid dar, hat aber, im Gegensatz zu den oben betrachteten Augenlidern, mit der äußeren Haut nichts zu schaffen, sondern stellt nur eine Duplikatur der *Conjunctiva* vor und steht unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates (*M. quadratus* und *M. pyramidalis*), welcher sich bei Reptilien und Vögeln findet, vom Nerv. *abducens* versorgt wird und genetisch mit dem *Retractor bulbi* verwandt ist.

Die Nickhaut kann hinter dem unteren Augenlid liegen, oder auch dem vorderen (inneren) Augenwinkel genähert sein. Ersteres gilt z. B. für Anuren, letzteres für Sauropsiden. Bei letzteren, zumal bei Vögeln, erfährt sie zuweilen eine so stattliche Ausbildung, daß sie die ganze freiliegende Bulbusfläche zu überspannen imstande ist. Bei Säugetieren liegt sie stets im vorderen (inneren) Augenwinkel und erscheint bei Primaten auf eine kleine halbmondförmige Falte (*Plica semilunaris*) reduziert, d. h. sie figuriert hier in der Reihe der rudimentären Organe.

c) Drüsen.

Die Drüsen zerfallen in drei Abteilungen: 1. die **Tränendrüse** (*Glandula lacrimalis*), 2. die **Harder'sche**, bezw. **Nickhautdrüse** (*Glandula Harderiana*) und 3. die **Meibom'schen Drüsen** (*Glandulae tarsales*). Ihr Sekret ist dazu bestimmt, die freiliegende Bulbusfläche feucht zu erhalten und Fremdkörper wegzuspülen.

¹⁾ Bei Schlangen und Askalaboten verwächst das untere Augenlid mit dem oberen zu einer vor dem Auge liegenden durchsichtigen Haut („Brille“), welche bei der Häutung des Tieres mit abgestoßen und immer wieder erneuert wird.

²⁾ Auch bei manchen Selachiern kommt schon eine Bildung vor, die man als Nickhaut bezeichnet, die aber so wenig als der zugehörige Knorpel, sowie der komplizierte, vom Trigeminus (und Facialis?) versorgte Muskelapparat eine direkte Parallelisierung mit dem gleichnamigen Apparat der übrigen Vertebraten zu erlauben scheint. Sie ist genetisch auf die untere Lidfalte zurückzuführen und stellt diesem gegenüber eine spätere und sekundäre Bildung, d. h. eine zwischen Bulbus und dem unteren Lid auswachsende Falte dar.

Bei Fischen und Dipnoërn scheint das äußere Medium dieser Aufgabe in ausreichendem Maße zu genügen, allein schon bei dem ersten Versuch der Wirbeltiere, das Leben im Wasser mit einem terrestrischen zu vertauschen, war auch der erste Anstoß für die Entwicklung von sekretorischen Apparaten im Bereiche des Auges gegeben.

So sehen wir schon bei Urodelen ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Konjunktivalepithel aus sich bilden-

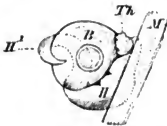


Fig. 200.

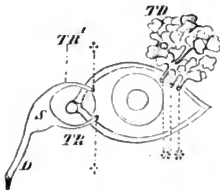


Fig. 202.

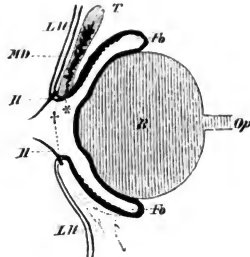


Fig. 201.

Fig. 200. Drüse der Nickhaut (Harder'sche Drüse (H, H') und Tränendrüse (Th) von *Anguis fragilis*. B Bulbus oculi, M Kaumuskeln.

Fig. 201. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugetierauge, schematische Darstellung. B Bulbus oculi, Fo, Fo Fornix conjunctivae superior et inferior, H, H' Wimperhaare, LH, LH' äußere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei $\dagger$ in die Conjunctiva umschlägt, Op N. opticus, T Tarsus mit eingelagerter Tarsal- (Meibom'scher) Drüse (MD), welche bei $*$ ausmündet.

Fig. 202. Schematische Darstellung des Tränenapparates eines Säugetiers, D Ductus naso-lacrimalis, S Tränensack, TD Tränendrüse, in mehrere Portionen zerfallend, TR, TR' Tränenröhrchen, $**$ Ausführungsgänge der Tränendrüse, $\dagger\dagger$ Puncta lacrimalia.

des Drüsenorgan auftreten, und indem letzteres in der Gegend des vorderen und hinteren Augenwinkels an Ausdehnung gewinnt und die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen beiden allmählich schwindet, gehen bei Reptilien¹⁾ zwei Drüsen daraus hervor, welche sich in ganz bestimmter, histologisch-physiologischer Richtung weiter differenzieren. Aus der einen wird die stets am vorderen (inneren) Augenwinkel liegende, den Bulbus median- und ventralwärts mehr oder weniger weit umgreifende Drüse der Nickhaut (Harder'sche Drüse), aus der anderen wird die Tränendrüse (Fig. 200, H, H', Th). Letztere

¹⁾ Krokodilen fehlt die Tränendrüse, während sie bei Seeschildkröten monströs entwickelt ist.

behält ihre ursprüngliche Lage am hinteren Augenwinkel bei, ja sie bleibt sogar noch bis zu den Vögeln hinauf im Bereiche des unteren Augenlides und zugleich im Gebiet des II. Trigeminus liegen. Bei den Säugern macht sich bei der Tränendrüse mehr und mehr das Bestreben geltend, in mehrere Portionen, in eine *Portio principalis* und in eine *Portio accessoria*, zu zerfallen und in den Bereich des oberen Augenlides einzurücken, so daß die Ausführungsgänge (Fig. 202*) in den oberen Konjunktivalsack ausmünden. Gleichwohl finden sich auch hier noch bis zu den Primaten hinauf mehr oder weniger zahlreiche Ausmündungsstellen im unteren Konjunktivalsack und weisen so auf die ursprüngliche Lage der Tränendrüse zurück.

Das Sekret ergießt sich in der Regel durch mehrere Öffnungen in den Konjunktivalsack und würde sich hier ansammeln, wenn es nicht durch den Lidschlag in der Richtung gegen den inneren Augenwinkel fortgeschafft würde. Dort, dicht vor der *Caruncula lacrimonalis*, am Rande des oberen und unteren Augenlides, liegen die oft auf kleinen Papillen sitzenden *Puncta lacrimonalia*, welche hie und da, wie z. B. bei Nagern, Sauriern und Vögeln, schlitzartig gespalten sein können. Von diesen erstrecken sich quer gegen die Nasenwurzel hinüber kurze Gänge, welche in den sogenannten Tränensack einmünden (Fig. 202, *TR*, *TR*, *S*).

Von hier aus gelangt die Tränenflüssigkeit in den schon beim Geruchsorgan in genetischer und anatomischer Beziehung geschiederten *Ductus naso-lacrimonalis*, welcher bei Säugern unter der *Concha inferior* in die Nasenhöhle mündet.

Eine wohl differenzierte Harder'sche Drüse, die sich aber da und dort (z. B. bei *Mammalia*) als ein aus mehreren, anatomisch und physiologisch verschiedenen Elementen bestehender Drüsenkomplex herausstellt, findet sich von den ungeschwänzten Amphibien an bis zu den Säugetieren hinauf.

Bei Primaten wird die Harder'sche Drüse rudimentär.

Die zu der Gruppe der Talgdrüsen gehörenden *Glandulae tarsales* (*Meibomianae*) sind auf die Säugetiere beschränkt und liegen als baumförmig verästelte Schläuche oder traubenförmige Massen in die Substanz der Augenlider eingebettet. Sie münden am freien Lidrand aus, produzieren ein fettiges Sekret und sind in ihrer Entwicklung meist an Haaranlagen gebunden, d. h. sie stellen ursprünglich reine Talgdrüsen dar, welche phylogenetisch und ontogenetisch nahe dem freien Lidrand entstehen. Die Drüsen persistieren und bilden sich weiter fort, während die zugehörigen Haare verloren gehen. Sie kommen nicht allen Säugetieren zu, allein ihr Fehlen ist wohl in manchen Fällen mit Sicherheit als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen. Zum Teil mag hier (*Delphin*, *Phoca*, *Ornithorhynchus*) die Anpassung an das Wasserleben als Kausalmoment in Betracht kommen, in anderen Fällen (*Echidna*, *Dasybus*, *Manis*, *Elefant* und *Kamel*) fehlt eine Erklärung. Endlich wären noch die *Glandulae ciliares* (*Molli*) zu erwähnen. Diese sind modifizierte Schweißdrüsen und münden ebenfalls am freien Lidrand dicht neben den Cilien aus¹⁾.

1) Bei den *Cetaceen* ist der ganze Tränenapparat in Anpassung an die Lebensbedingungen rückgebildet, und auch die Nickhaut ist rudimentär. Bei Zahn- und Barten-

Gehörorgan.

Ich habe schon bei der Schilderung des Geschmacksorganes auf gewisse Beziehungen zu den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien hingewiesen. Daran ist nun auch beim Gehörorgan, bezw. bei dem damit aufs engste verknüpften Gleichgewichtsorgan wieder zu erinnern, denn hier wie dort handelt es sich um eine Entstehung des Sinnesepithels vom Integument, d. h. vom Ektoderm her. Letzteres erfährt an der betr. Stelle zunächst eine Verdickung, welche man als Hörplatte bezeichnet. Diese

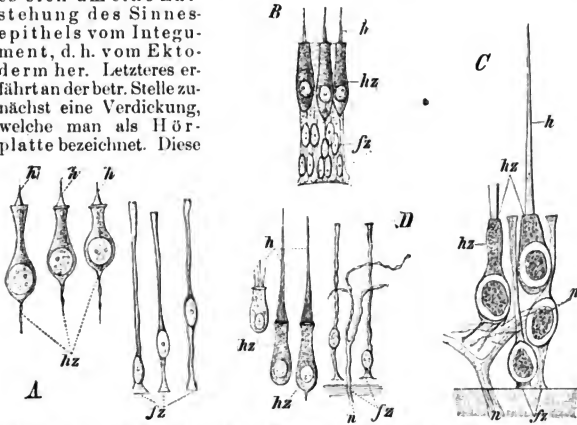


Fig. 203. Isolierte Elemente aus dem häutigen Gehörorgan. Nach G. Retzius. A aus der Macula acustica communis von *Myxine glutinosa*; B aus der Macula acustica neglecta von *Raja clavata*, C aus der Crista acustica einer Ampulle von *Siredon mexicanus*, D aus der Crista acustica der vorderen Ampulle von *Rana esculenta*. fz Fadenzellen, hz Haarzellen, welche an ihrem freien Ende das Haar h tragen, n, n Nerv, in Teilung begriffen. Auf der linken Seite von D ist das Haar abgebrochen und in seine einzelnen Fasern aufgelöst.

senkt sich in der Gegend des primitiven Hinterhirns, zwischen der Trigeminus- und Vagusgruppe (Fig. 202), jederseits in die Tiefe und schnürt sich später in Form eines Bläschens von der Oberfläche ab. Das auskleidende, in seinem Verhalten an die Sinnesorgane der wasserlebenden *Anamia* erinnernde Epithel differenziert sich in längliche Sinneszellen (Haarzellen) und in indifferente, bandartige Stützzellen. Erstere stehen mit Nervenfasern in Verbindung und tragen an ihrem freien Ende einen Haarbesatz (Fig. 203).

walen findet sich in embryonaler Zeit die Anlage einer Tränendrüse und einer Harder'schen Drüse. Bei *Phoca*, *Lutra* und *Hippopotamus* ist die Tränendrüse stark regressiv, und tränenleitende Wege fehlen gänzlich; auch beim Maulwurf, sowie bei Elefanten, wo die Tränendrüse fehlt, während *Puncta lacimalia* und ein Tränenkanal vorhanden sind, liegen Rückbildungen vor.

Bald nach seiner Abschnürung rückt das primitive Hörbläschen tiefer in das mesodermale Gewebe des Schädels hinein, verliert seine ursprüngliche birnförmige oder rundliche Form und teilt sich in zwei Abschnitte, die man als **Utriculus** (*Sacculus ellipticus*) und als **Sacculus** (*Sacculus sphaericus* s. *rotundus*) bezeichnet, und die anfangs durch eine sehr weite Kommunikationsöffnung (*Canalis utriculo-saccularis*) (Fig. 205) miteinander in Verbindung stehen. Aus ersterem, welcher die Pars superior des häutigen Gehörorgans darstellt, differenzieren sich die sogen **halbzirkelförmigen Kanäle** oder **Bogengänge**, aus letzterem, welcher der Pars

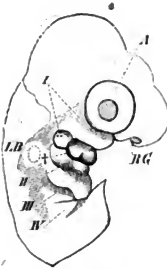


Fig. 204.

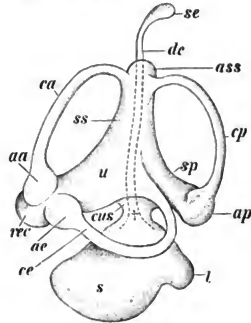


Fig. 205.

Fig. 204. Vorderer Körperabschnitt eines Hühnerembryos. Teilweise nach Moldenhauer. A Auge, I-IV erster bis vierter Kiemenbogen, LB Labyrinthbläschen (primitives Gehörbläschen) durch die Körperdecken durchschimmernd, RG primitive Riechgrube, † Stelle, wo sich der äußere Gehörgang zu bilden anfängt.

Fig. 205. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehörorganes (Labyrinthes) der Wirbeltiere. Von außen gesehen, aa, ae, ap die zu den halb-zirkelförmigen Kanälen in Beziehung stehenden Ampullen, aas Apex sinus utriculi superioris, ca, cr, cp Canalis semicircularis superior (anterior), lateralis (externus) und posterior, cus Canalis utriculo-saccularis, de, se Ductus und Sacculus endolymphaticus, wovon der erstere bei † aus dem Sacculus entspringt. l Recessus sacculi (lagna), rec Recessus utriculi, s Sacculus, sp Sinus posterior utriculi, ss Sinus utriculi superior, u Utriculus.

inferior entspricht, der schlauchförmige, stets an der medialen Seite emporsteigende **Recessus vestibuli** (*Aquaeductus vestibuli* s. *Ductus endolymphaticus*) und die **Schnecke (Cochlea)** (Fig. 205).

Dieser ganze, sehr komplizierte Apparat stellt das häutige Gehörorgan, oder das **häutige Labyrinth** dar. Dieses wird erst sekundär von mesodermalem (anfangs gallertigem) Gewebe umwachsen, und zwar handelt es sich zuerst zwischen beiden um eine unmittelbare Berührung, später aber bildet sich zwischen ihnen eine, die innersten Mesodermisichten betreffende Resorptionszone aus.

Dadurch entsteht ein Hohlraum, welcher das häutige Labyrinth formell ebenso genau repetiert, wie dies von seiten des später verknorpelnden oder verknöchernden, peripher davon gelegenen Meso-

dermgewebes (Capsula otica) geschieht. Infolgedessen kann man ein **häutiges** und ein **knöchernes Labyrinth** und zwischen beiden einen von lymphartiger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum, das **Cavum perilymphaticum**, unterscheiden¹⁾. Der ebenfalls ein Fluidum enthaltende Binnenraum des häutigen Labyrinthes wird **Cavum endolymphaticum** genannt.

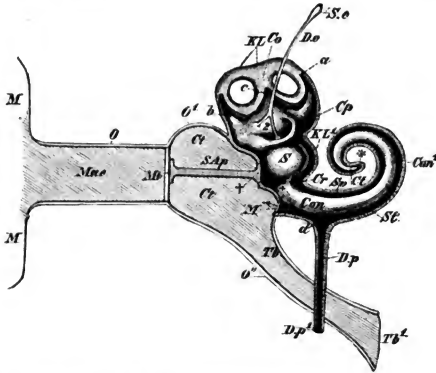


Fig. 206. Schematische Darstellung des gesamten Gehörorgans vom Menschen. Äußeres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mac* Meatus auditorius externus, *Mt* Membrana tympani, *O* Wand des Meatus auditorius externus. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschließt, *O'* Wand der Tuba auditiva, *O''* Wand des Cavum tympani, *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschließt, *Tb* Tuba auditiva (Eustachii), *Tb'* ihre Einmündung in den Rachen. Inneres Ohr mit zum größten Teil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KI*, *KLI*), *a*, *b* der obere und hintere Bogengang, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Kommissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *Con*¹ knöcherne Schnecke, *Con'* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis renniscus, *Dp* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *Dp'* ausmündet, *S* Sacculus, *S.e*, *D.e* Sacculus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei † in zwei Schenkel spaltet, *Se* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ut*) ineinander übergehen. — Der laterale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Abgesehen von den Cyclostomen sind die Bogengänge stets in der Dreizahl vorhanden. Man unterscheidet einen oberen (vorderen) Bogengang, sowie einen hinteren und lateralen (äußeren) Bogengang. Der erstere, sowie der letztere entspringt mit blasenförmiger Erweiterung, in Form einer sogen. Ampulle, an demjenigen Teil des Utriculus, welchen man als **Recessus utriculi** bezeichnet. Auch der hintere Bogengang entsteht mit einer

¹⁾ Zur Fixation des häutigen Labyrinths dienen bindegewebige Elemente und Blutgefäße, welche beide, von der Wand einspringend, den perilymphatischen Raum durchziehen.

Ampulle (Fig. 205). Nur die Ampullen fungieren, wie gleich näher besprochen werden soll, als Träger von Sinnesorganen, die Bogen selbst stellen nur Schutzvorrichtungen für jene und die Träger der Endolymphe dar.

Von den anderen Enden der Bogengänge mündet dasjenige des horizontalen Bogenganges mit trichterartiger Erweiterung in den Utriculus ein, diejenigen des vorderen und hinteren Ganges dagegen fließen in eine gemeinschaftliche, mit dem Utriculus in offener Kommunikation stehende Röhre, in die sogen. Bogenkommissur (Sinus utriculi superior) zusammen (Fig. 205¹).

Was die Verteilung der Zweige des *N. acusticus*, beziehungsweise den Sitz der Sinnesepithelien betrifft, so kommen dabei folgende Punkte des häutigen Labyrinthes in Frage: 1. die drei Ampullen der Bogengänge, wo die Hörzellen aufleistenartig ins Lumen vorspringenden Prominenz (Cristae acusticae) sitzen; 2. der Utriculus mit dem Recessus utriculi; 3. der Sacculus, beziehungsweise die von letzterem ausgehende Schneckenanlage, d. h. der Recessus cochleae (lagenae). Die Nervenendstellen des Utriculus und Sacculus werden als „Maculae acusticae“ bezeichnet. Ursprünglich unter sich in Zusammenhang stehend, lösen sich die verschiedenen Abteilungen der Sinnesplatte, d. h. der Macula acustica, später voneinander los und stellen schon von den Teleostiern an selbständige Maculae acusticae dar.

Nicht alle, durch jene Sinnesepithelien charakterisierten Stellen dienen der Gehörperzeption. Ein großer Teil derselben, wie z. B. diejenigen der Ampullen und wahrscheinlich auch noch die im Utriculus und Sacculus liegenden, sind als Gleichgewichtsorgane, d. h. als Apparate aufzufassen, die dem Träger zur Orientierung im Raume dienen und ihm in erster Linie die jeweilige Lage und Stellung des Kopfes zum Bewußtsein bringen. Wenn man nun erwägt, daß der die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus umfassende Abschnitt des häutigen Labyrinthes in der Stammesgeschichte ungleich weiter zurückreicht, und wenn man weiter die Tatsache in Betracht zieht, daß sich die früher bei Wirbellosen als Hörorgane gedeuteten Apparate bei genauerer Prüfung zum allergrößten Teile nicht als solche, sondern als Gleichgewichtsorgane erwiesen haben, so liegt der Gedanke nahe genug, daß der ganze Apparat ursprünglich überhaupt nicht als ein Gehörapparat, sondern als ein Gleichgewichtsapparat in die Erscheinung trat. Erst ganz allmählich, mit der phylogenetisch erst viel später auftretenden Schnecke, kam es zu einer Arbeitsteilung, derart, daß jener uralte Teil des Labyrinths seine Funktion unverändert beibehielt, während sich das neue Organ, die Cochlea, unter beharrlich feinerer Differenzierung zum eigentlichen, für die Klanganalyse bestimmten Gehörgang gestaltete.

1) Im Bereich der verschiedenen Nervenplatten finden sich bei sämtlichen Wirbeltieren Konkretionen von (vorwiegend) kohlensaurem Kalk. Diese sogen. Otolithen oder Gehörsteine, welche sich im Innern der den betreffenden Binnenraum auskleidenden Epithelzellen entwickeln und später frei werden, zeigen die mannigfachsten Form- und Größenverhältnisse. Die größten und massivsten finden sich bei Teleostiern. Sie stellen entweder eine durch das ganze häutige Gehörorgan hindurch zusammenhängende Masse dar, oder sie sind gruppenweise angeordnet.

Je höher wir nun in der Wirbeltierreihe emporsteigen, einen desto größeren Anteil sehen wir das Mesoderm an der Bildung des Gehörorgans gewinnen. Anfangs, d. h. bei Fischen, noch dicht unter den äußeren Schädeldecken, d. h. seiner phylogenetischen Bildungsstätte (Ektoderm) noch näher liegend, und so für die teils durch die Kiemendeckel-Schilder fortgeleiteten, teils durch die Kiemenhöhle, resp. durch das Spritzloch eindringenden Schallwellen sehr gut zugänglich, sehen wir es später immer weiter von der Oberfläche ab- und in die Tiefe rücken. Daraus entspringt mit Notwendigkeit die Schaffung neuer Wege, welche die Zuleitung der Schallwellen ermöglichen. Es kommt zunächst zur Anlage eines Kanalsystems, das man als **Mittelohr** bezeichnet, und das aus einer als Paukenhöhle (*Cavum tympani*) bezeichneten, von den sogenannten Gehörknöchelchen (*Ossicula auditus*) eingenommenen, erweiterten Partie, sowie aus einer röhrenartigen Verbindung der letzteren mit dem Rachen (*Ohrtrumpete*, *Tuba auditus*) besteht. Bei Säugetieren kommt als dritte Partie noch die *Pars mastoidea* des *Os temporum* hinzu.

Dieses Kanalsystem, welches nach aussen durch eine schwingungsfähige Membran, das Trommelfell (*Membrana tympani*), abgeschlossen wird, nimmt von jener Stelle aus seine Entwicklung, wo in embryonaler Zeit die erste Kiementasche, oder, was dasselbe besagen will, wo bei manchen Fischen das Spritzloch (*Spiraculum*) liegt.

Von den Reptilien an finden sich auch schon die ersten Andeutungen eines den Außenrand des Trommelfelles umgebenden, eventuell durch Muskeln beweglichen Hautwulstes, der aber mit der erst bei Säugern zu typischer Entfaltung kommenden **Ohrmuschel** (*Auricula*) nichts zu schaffen hat. Auch der äußere Gehörgang (*Meatus auditorius externus*) beginnt erst bei den Mammalia eine bedeutsame Rolle zu spielen und wird dann zusamt der Ohrmuschel als **äußeres Gehörorgan** bezeichnet.

Fische und Dipnoër.

Unter den Cyklostomen besitzen die Myxinoiden nur einen, die Petromyzonten zwei Bogengänge, nämlich einen vorderen und einen hinteren. Beide vereinigen sich in einem gemeinsamen Abschnitt, der sogen. Kommissur, und jene beiden Bogengänge zusammen sind dem einfachen Bogengang der Myxinoiden für homolog zu erachten.

Bei allen übrigen Fischen sowie bei den Dipnoërn folgt das häutige Gehörorgan dem oben entwickelten Grundplan, und dies gilt auch für die höheren Wirbeltiere. Mit nur sehr wenigen Ausnahmen treffen wir eine in ihren Grundzügen überall gleich bleibende *Pars superior* und eine mehr und mehr sich differenzierende, sowie eine immer höhere Entwicklung und physiologische Bedeutung gewinnende *Pars inferior*. Die *Pars superior* wird, wie oben schon erwähnt, durch den *Utriculus* mit dem vorderen, hinteren und äußeren Bogengang, die *Pars inferior* durch den *Sacculus* mit der Schnecke dargestellt. Als Vorläufer der letzteren figuriert bei Fischen nur ein ganz kleiner, knopfförmiger Anhang des Sac-

Bei Selachiern öffnet sich der Ductus endolymphaticus an der hinteren Schädelgegend frei gegen das umgebende Medium hinaus.

Bei Chimären, Ganoiden, Teleostiern und Dipnoern ist das Gehörorgan nicht gänzlich von Knorpel oder Knochen umgeben, sondern es besteht gegen das Cavum cranii zu ein durch fibröses Gewebe erzeugter Abschluß. Überhaupt zeigt sich die, bei Cyklostomen eine noch ganz selbständige Stellung einnehmende knorpelige Labyrinthkapsel bei den Gnathostomen in nachembryonaler Zeit nicht mehr in einer solchen Form, sondern wird, wie dies schon früher beim Kopfskelett erörtert wurde, in das Schädel-skelett mit einbezogen und geht sozusagen in ihm auf. Ja es können bei teilweisem Schwund des eigentlichen Labyrinthknorpels andere, dem Gehörapparat ursprünglich fremde Kopfknochen zur Umschließung desselben beigezogen werden (viele Teleostier)¹⁾.

Was das Gehörorgan der **Dipnoer** betrifft, so ist es im allgemeinen nach dem Fischtypus gebaut, und zeigt die nächste Verwandtschaft mit dem der Selachier wie besonders mit dem der Chimären.

Amphibien.

Wenn sich auch bei Amphibien ein Anschluß an die Dipnoer und Fische nicht verkennen läßt, so existieren doch gewisse bemerkenswerte Unterschiede. Diese betreffen vor allem die Lagena, welche sich — und dies gilt namentlich für die Anuren — immer mehr von dem Lumen des Sacculus emanzipiert und, unter nahen Beziehungen zum perilymphatischen System, eine höhere Entwicklung erreicht. Dadurch erfährt der Sacculus bei Anuren eine beträchtliche Reduktion, während er bei Urodelen eine im Verhältnis zur oberen Labyrinthpartie größere Ausdehnung zeigt, als bei Fischen.

Den ersten Anfängen einer Pars basilaris, bzw. einer Papilla basilaris lagenae, begegnet man schon bei gewissen Urodelen, jedoch liegt sie hier noch innerhalb der Lagena, und zwar in der oberen, an den Sacculus angrenzenden Portion derselben. Es handelt sich also noch um keine wirkliche Pars basilaris mit Knorpelrahmen. Ein solcher, d. h. eine Membr. basilaris im Sinne der höheren Vertebraten, erscheint erst bei den Anuren, bei welchen die sehr verdickte Wand der Lagena an der betreffenden Stelle eine kleine, eigentümliche Ausbuchtung erfährt. Lagena und Pars basilaris öffnen sich jetzt unabhängig voneinander, wenn auch in sehr nahen Lagebeziehungen, in den hinteren Abschnitt des Sacculus.

Somit tritt zu den obengenannten Nervenendstellen der Fische im Gehörorgan der Amphibien noch eine weitere hinzu, nämlich die Papilla acustica basilaris lagenae.

¹⁾ Bei gewissen Teleostiern (Siluroiden, Gymnotiden, Characiniden, Cobitiden, Clupeiden und Cyprinoiden) bestehen Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase. Diese werden hergestellt durch eine in Aussackungen der Dura mater liegende Knochenkette („Weber'scher Apparat“), deren Einzelglieder Abkömmlinge, bzw. Umwandlungen gewisser Teile der vier vordersten Wirbel und ihrer zugehörigen Rippen darstellen. Die physiologische Bedeutung dieses Apparates ist nicht genau bekannt.

Der Ductus endolymphaticus kann, wie dies auch bei gewissen Teleostiern der Fall ist, eine sackartige Erweiterung erfahren, und indem die Otolithen-Massen enthaltenden Säcke von beiden Seiten entweder an der dorsalen, oder zugleich auch an der ventralen Zirkumferenz des Gehirnes enge zusammentreten, kann letzteres in einen förmlichen Kalkgürtel zu liegen bekommen. Dieses gilt z. B. für Anuren; zugleich zieht sich hier der dorsale Teil jenes Kalkgürtels nach rückwärts in ein unpaares Gebilde aus, welches, dorsal vom Rückenmark liegend, durch den ganzen Spinalkanal bis zum Steißbeine sich erstreckt. In

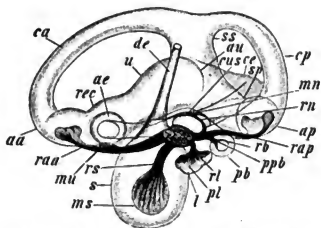


Fig. 208. Häutiges Gehörorgan von *Rana esculenta*, von innen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. a Canalis superior, aa Ampulla superior, ae Ampulla lateralis, ap Ampulla posterior, au Apertura utriculi, ce Canalis lateralis, cp Canalis posterior, cu Canalis utriculo-saccularis, de Ductus endolymphaticus, l Lagena cochleae, mn Macula ac. neglecta, ms Macula ac. sacculi, mu Mucula ac. recessus utriculi, ph Pars basilaris cochleae, pl Papilla ac. lagenae, ppb Papilla ac. basilaris, raa Ramulus amp. superioris, rap Ramulus amp. posterioris, rb Ramulus basilaris, rec Recessus utriculi, rl Ramulus lagena, rn Ramulus neglectus, rs Ramulus sacculi, s Sacculus, sp Sinus utriculi posterior, ss Sinus utriculi superior, u Utriculus.

der Höhe der Foramina intervertebralia sendet dasselbe paarige Querfortsätze ab. Diese begleiten die Wurzeln der Spinalnerven durch die Foramina, erreichen die Spinalganglien und bedecken dieselben verschiedenartig, indem sie die sogenannten „Kalksäcken“ bilden. Dieser ganze vertebrale Teil des Sacksystems besteht aus zahlreichen kleinen, von Pflasterepithel ausgekleideten Schläuchen, welche haufenweise zusammenliegen, miteinander kommunizieren und von einem reichen Kapillarnetz umwickelt sind.

Der zwischem dem häutigen Labyrinth und den umgebenden Hartgebilden befindliche Lymphraum, das Cavum perilymphaticum, steht bei Amphibien mit der Schädelhöhle medianwärts

durch einen Gang, den Duc-

tus perilymphaticus (Aquaeductus cochleae der menschlichen Anatomie), in Verbindung. — Diese neue Einrichtung setzt sich auf die Amnieten fort.

Ein weiterer Fortschritt den Fischen gegenüber besteht bei Amphibien in der allmählichen Anbahnung, bezw. Erwerbung eines Mittelohres. An der Außenwand der knorpelig-knöchernen Gehörkapsel liegt eine Öffnung, die sogenannte *Fenestra vestibuli* (ovalis), welche durch die Stapes-Platte, oder das Operculum¹⁾ verschlossen wird. Von letzterer erstreckt sich ein kurzer Knorpel- oder Knochenstab — die *Columella* (Stilus s. Plectrum) — zum Quadratum und Paraquadratum. (Über die morphologische Bedeutung dieses Apparates vergl. das Kopfskelett). Bei vielen Amphibien, sowie bei allen höheren Vertebraten besteht noch eine zweite Öffnung

¹⁾ Bei den Gymnophionen wird die Stapesplatte von der Arteria stapediale durchbohrt.

an der äußeren Wand der Ohrkapsel, die sogenannte *Fenestra cochleae* (rotunda).

Erst in der Reihe der Anuren (z. B. bei den Raniden) treten eine Paukenhöhle (*Cavum tympani*), ein Trommelfell und eine in den Rachen mündende Ohrtrumpete auf¹⁾. Das Trommelfell liegt im Niveau der äußeren Haut und ist in einen Knorpelring eingelassen. Stapes und Columella bestehen teils aus Knorpel, teils aus Knochen; die Columella befestigt sich distalwärts mit zwei Fortsätzen einerseits am Trommelfell, andererseits am paroccipitalen Abschnitt des Schädels. Ihr proximales Ende verbindet sich mit der Stapesplatte.

Das Gehörorgan der Gymnophionen schließt sich in allen wesentlichen Punkten dem der Urodelen an.

Reptilien und Vögel.

Auch bei Sauropsiden, wo wir bei den Cheloniern in mancher Hinsicht Anschlüsse an das Gehörorgan der Urodelen treffen, beziehen sich die Hauptveränderungen auf die Schnecke, und wir können hierbei eine regelmäßige Fortentwicklung von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Krokodilen konstatieren.

Bei den ersteren ist die Schnecke aus einer fast gänzlichen Verschmelzung der *Lagena* und der *Pars basilaris* hervorgegangen und mündet (im Gegensatz zu den Anuren) jetzt nur noch mit einer Öffnung in den *Sacculus*. Sie wächst immer weiter kanalartig zum „*Ductus cochlearis*“ aus und erfährt schließlich bei Krokodilen und Vögeln eine Krümmung, sowie eine schwache Spiraldrehung. Hand in Hand damit geht eine immer schärfere Differenzierung der *Lamina* (*Membrana*) *basilaris* und der *Papilla acustica basilaris*. Beide strecken sich mehr und mehr in die Länge, und zugleich ist eine *Scala tympani* und *vestibuli* schon deutlich angelegt.

Bei den Sauriern trifft man die allerverschiedensten Ausgestaltungen des Gehörorganes, doch kann hierauf nicht näher eingegangen werden, und ich will nur bemerken, daß die höheren Saurier-Typen den Übergang zu den Krokodilen vermitteln, so daß eine fortlaufende Entwicklungsreihe existiert.

Indem also die Schnecke dem *Sacculus* gegenüber eine immer größere Selbständigkeit gewinnt, unterliegt der *Sacculus* selbst bei den verschiedenen Typen den allergrößten Form- und Größeschwankungen. So ist er z. B. bei den Vögeln in der Regel sehr klein, dagegen sehr voluminös bei Sauriern (*Lacerta*).

Die Kommunikationsöffnung zwischen *Utriculus* und *Sacculus* besteht fort, doch erfährt sie eine immer größere Beschränkung, und dasselbe gilt auch für die Öffnung zwischen *Sacculus* und *Cochlea*. Dieselbe kann, wie namentlich bei den Vögeln, zu einem Kanal ausgezogen sein (*Canalis reuniens*). Dadurch, sowie durch die besondere Anordnung des hoch geschwungenen vorderen

¹⁾ Die Pelobatiden besitzen so wenig als die Urodelen und Gymnophionen ein Trommelfell und eine Paukenhöhle.

und hinteren Bogenganges ist das häutige Labyrinth der Vögel scharf charakterisiert.

Die Paukenhöhle der Sauropsiden setzt sich, zumal bei Krokodilen und Vögeln, in Nebenhöhlen fort, wodurch komplizierte, luftgefüllte („pneumatische“) Hohlräume in den benachbarten Knochen entstehen. Schlangen und Amphibien besitzen keine Paukenhöhle¹⁾.

Was nun den Lymphapparat des Gehörorganes betrifft, so kommt das freie Ende des Duc-

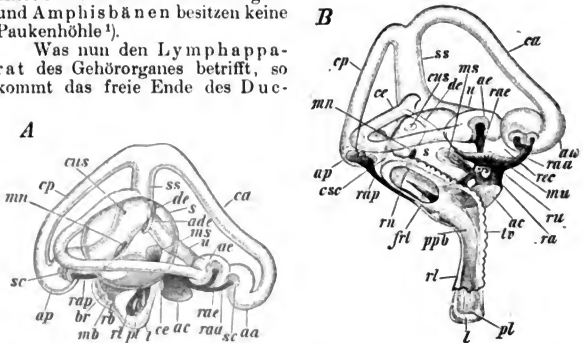


Fig. 209. A Häutiges Gehörorgan von *Lacerta viridis*, von außen gesehen. B Dasselbe von *Alligator mississippiensis*, Rechte Seite. Nach G. Retzius. aa Ampulla superior, ac N. acusticus, ade Apertus ductus endolymph., ae Ampulla lateralis, ap Ampulla posterior, br Ramulus basilaris, ca Canalis superior, ce Canalis lateralis, ep Canalis posterior, esc Canalis sacculo-cochlearis, cus Canalis utriculo-saccularis, de Ductus endolymphaticus, frt Foramen recessus sculae tympani, l Lagena cochlea, mb Membrana basilaris, mn Macula ac. neglecta, ms Mac. ac. sacculi, mu Mucula ac. recessus utriculi, pl Papilla ac. lagenae, ppb Papilla ac. basilaris, ra Ramus anterior des N. acusticus, raa Ramulus amp. superior, rac Ramulus amp. lateralis, rap Ramulus amp. posterioris, rec Recessus utriculi, rl Ramulus lagenae, rn Ramulus neglectus, rs Ramulus sacculi, ru Ramulus recessus utriculi, s Sacculus, sc Septum cruciatum, ss Sinus utric. superior, tv Tegumentum vasculosum, u Utriculus.

tus endolymphaticus bei vielen Reptilien dicht unter die Schädeldecken (Parieto-Occipital-Naht) zu liegen, ja bei Ascalaboten verläßt der Gang sogar die Schädelkapsel, drängt sich zwischen die Nackenmuskeln hinein und schwillt im Bereich des Schultergürtels zu einem großen, gelappten Sacke an, von dem sich wurstförmige Ausläufer bis zur Ventralfläche der Wirbelsäule und zum submukösen Gewebe der Pharynx hinunterziehen. Auch bis in die Orbita hinein kann sich das Kanalsystem labyrinthisch verzweigen, und stets ist es von einem zähflüssigen, aus minimalen Kalkkristallen bestehenden weißen Otolithenbrei erfüllt, wie dies für den Ductus endolymphaticus aller Vertebraten (in embryonaler Zeit wenigstens) gilt.

1) Bezüglich des schallleitenden Apparates vergl. das Kopfskelett. Besondere Organisationsverhältnisse des Mittelohres finden sich bei Krokodilen und Schildkröten. Bei Krokodilen und Vögeln vereinigen sich die Ohrtrompeten im Bereich des Rachens in einer einzigen Ausmündung.

Bei Vögeln handelt es sich von seiten des Ductus endolymphaticus nie um eine Überschreitung des Schädelraumes.

Wie bei Anuren, so liegt auch bei den meisten Sauriern das Trommelfell noch ganz frei im Niveau der umgebenden Haut, bei einigen aber, wie z. B. bei *Lacerta*, *Monitor* und namentlich bei *Ascalaboten*, wird es von hinten her von einer kleinen, meist den vorderen Rand des *Musculus digastricus* einschließenden Hautfalte ein wenig überdeckt, und gerät so in eine geschützte Lage. So kommt es allmählich zur Bildung eines äußeren Gehörganges. Bei Krokodilen ist schon ein Fortschritt zu bemerken, insofern es zur Ausbildung einer durch Muskeln (*M. abductor mandibulae*, vom *N. facialis* versorgt) bewegten Klappe kommt, in welcher sich ein Hautknochen entwickelt. Auch bei Vögeln, wie z. B. bei Eulen, kann man von einer beweglichen, häutig-muskulösen Klappe reden, und das Trommelfell erscheint auch hier von der Oberfläche des Kopfes abgerückt und kommt in den Grund eines kurzen, äußeren Gehörganges zu liegen. Es ist von einem knöchernen Ring umspannt, an dessen Zusammensetzung sich mehrere Knochen des Schädels beteiligen.

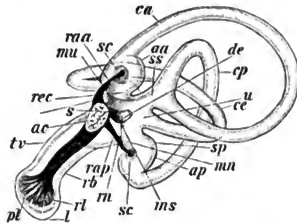


Fig. 210. Häutiges Gehörorgan von *Tur-dus musicus*, von innen gesehen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. aa Ampulla superior, ac N. acusticus, ap Ampulla posterior, ca Canalis superior, ce Canalis lateralis, cp Canalis posterior, de Ductus endolymphaticus, l Lagena cochleae, mn Macula ac. neglecta, ms Macula ac. sacculi, mu Macula ac. recessus utriculi, pl Papilla ac. lagenae, raa Ramulus amp. superior, rap Ramulus amp. posterioris, rb Ramulus basilaris, rec Recessus utriculi, rl Ramulus lagenae, rn Ramulus neglectus, s Sacculus, sc Septum cruciatum, sp Sinus utriculi posterior, ss Sinus utriculi superior, tv Tegmentum vasculosum, u Utriculus.

Säuger.

Den Anschluß der Säuger an die Reptilien, oder besser vielleicht an die *Promammalia*, vermitteln die *Monotremen*, deren Gehörorgan in mehrfacher Hinsicht demjenigen der Krokodile und Vögel ähnelt. Die Säugetier-Schnecke erfährt ihre höchste Entwicklung, indem sie zu einem langen, spiralgewundenen Rohr auswächst¹⁾. In dieser Spiralwindung der Schnecke, sowie in ihrem feineren histologischen Bau liegt das charakteristischste Merkmal des Gehörorgans der Säugetiere.

¹⁾ Der Mensch hat ca. 3, die *Cetaceen* besitzen $1\frac{1}{2}$, die *Kaninchen* $2\frac{1}{2}$, der Ochse $3\frac{1}{2}$, das Schwein fast 4 und die Katze 3 Schneckenwindungen. Übrigens schwankt die Schnecke nach Gestalt und Richtung bei einzelnen Typen sehr bedeutend, und dies gilt auch für den *Sacculus*, sowie für alle Teile der *Pars superior* des häutigen Gehörorgans.

Der Hörnerv bildet die Achse der Spirale. Entsprechend den starken Krümmungen der Schnecke erscheint auch die Papilla basilaris acustica weit in die Länge gezogen, und die von ihr eingenommene Partie der häutigen Schneckenwand wird Basilarmembran, die gegenüberliegende Wand Membrana vestibularis (Reißneri) genannt. Letztere ist bereits bei Reptilien vorhanden.

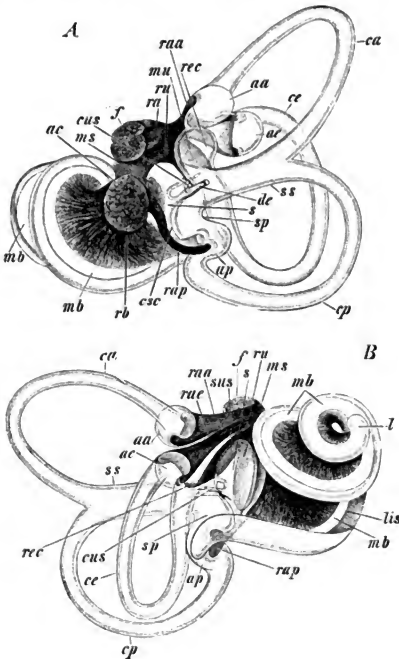


Fig. 211. Häutiges Gehörorgan des Kaninchens, A von innen, B von außen gesehen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. aa Ampulla superior, ac N. acusticus, ae Ampulla lateralis, ap Ampulla posterior, ca Canalis superior, ce Canalis lateralis, cp Canalis posterior, csc Canalis reuniens (Henseni), cus Canalis utriculo-saccularis, de Ductus endolymphaticus, f N. facialis, l Lagena, lis Ligamentum spirale cochleae, mb Membrana basilaris, ms Macula ac. sacculi, mu Macula ac. rec utriculi, ra Ramus anterior N. acustici, raa Ramulus amp. superioris, rae Ramulus amp. lateralis, rap Ramulus amp. posterioris, rb Ramulus basilaris, rec Recessus utriculi, ru Ramulus rec. utriculi, s Sacculus, sp Sinus utriculi posterior, ss Sinus utriculi superior, sus Sinus utricularis posterior.

Die Papilla acustica lagenae ist, außer bei den Monotremen, geschwunden. Den Säugern verbleiben somit nur sechs Nervenendstellen.

Aus der ursprünglichen direkten Kommunikation zwischen der Pars superior und inferior des häutigen Gehörorgans, also zwischen Sacculus und Utriculus, hat sich eine indirekte herausgebildet, derart, daß beide Teile nur noch durch den an seiner Einpflanzungsstelle in das häutige Labyrinth in zwei Äste gespaltenen

Ductus endolymphaticus miteinander in Verbindung stehen. Der eine Ast senkt sich nämlich in den Utriculus, der andere in den Sacculus ein.

Das obere freie Ende des Ductus endolymphaticus durchbohrt die mediale Wand der knöchernen Gehörkapsel, gelangt dadurch in den Schädelraum und endigt hier mit sackförmiger Auftreibung innerhalb der Dura mater. So wird ein Austausch des Liquor endolymphaticus einerseits und des Liquor epicerebralis andererseits ermöglicht.

Was den schallleitenden Apparat betrifft, so erscheint die Membrana tympani in postembryonaler Zeit tief in den äußeren Gehörgang zurückgezogen, und darin liegt den Amphibien und den meisten Sauropsiden gegenüber ein bemerkenswerter Unterschied. Im Cavum tympani, welches zusamt der Ohrtrumpete stets gut entwickelt ist, liegen jetzt drei zu einer Kette gelenkig vereinigte, zwischen dem Trommelfell und der Fenestra vestibularis (ovalis) ausgespannte Gehörknöchelchen, nämlich der Hammer, der Amboß und der Steigbügel. (Vergl. den Säugetierschädel.)

Im Bereich des Mittelohres finden sich zwei (quergestreifte) Muskeln, der M. stapedius und der M. tensor tympani. Sie stehen in wichtigen Beziehungen zur Mechanik der Gehörknöchelchen, bzw. des Trommelfells. Der phyletisch ältere Muskel ist der M. stapedius; er ist in morphologischer Hinsicht der dorsalen Portion des zum Hyoid laufenden tiefen Constrictors der Fische, aus welchem auch der hintere Bauch des M. biverter der Säugetiere hervorgeht, zuzurechnen. Dafür spricht auch seine Innervation durch den Facialis.

Ein M. tensor tympani kommt nur den Säugern zu und legt sich hier (Homo) ontogenetisch früher an, als der M. stapedius. Er hat sich vom System des Adductor mandibulae abgespalten und wird vom III. Trigeminus (Pars motoria) versorgt.

Das knöcherne Labyrinth und die Schnecke der Säugetiere.

Bei Säugetieren ist eine knöcherne Labyrinthkapsel, welche durch eine Knochenleiste unvollständig in zwei, den Sacculus und Utriculus umschließende Abteilungen zerfällt, schon vor der Verknöcherung des übrigen Schläfenbeins vorhanden.

Im Bereich des Sacculus, aus dem, wie schon oben bemerkt, als hauptsächlichstes Gebilde die Schnecke hervorgeht, bilden die knöchernen Hüllmassen des Labyrinths eine knöcherne Achse; rings um dieselbe windet sich in Spiraltouren eine Knochenlamelle (Lamina spiralis ossea), welche in die Höhlung der Schneckenwindung vorspringt, ohne jedoch die gegenüberliegende Wand direkt zu erreichen. Sie wird vielmehr durch zwei lateralwärts divergierende Lamellen fortgesetzt, und diese sind nichts anderes, als die oben schon erwähnte Lamina basilaris und vestibularis, d. h. die zwei miteinander einen Winkel erzeugenden Wände des häutigen Schneckenrohres. Die dritte Wand des letzteren wird durch einen Abschnitt der lateralen Zirkumferenz des knöchernen Schneckenrohres ergänzt. Die so im Querschnitt annähernd dreieckig erscheinende häutige Schnecke heißt auch Ductus cochlearis oder Scala

media. Es erhellt daraus, daß letztere das Lumen der knöchernen Schnecke lange nicht ausfüllt, sondern daß noch zwei Räume übrig bleiben. Sie sind uns schon beim Gehörorgan der Vögel begegnet und werden als *Scala vestibuli* und *Scala tympani* bezeichnet (Fig. 212—213).

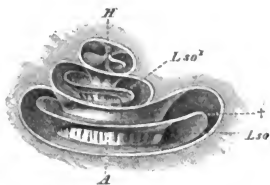


Fig. 212.

Fig. 212. Knöcherne Schnecke des Menschen. *A* Achse, *H* Hamulus laminae spiralis, *Lso*, *Lso¹* Lamina spiralis ossea, deren freier, von den Acusticusfasern durchbohrter Rand bei † sichtbar ist.

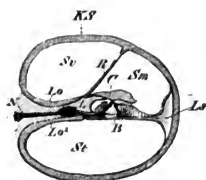


Fig. 213.

Fig. 213. Querschnitt durch den Schneckenkanal eines Säugetieres. Schema. *B* Lamina (Membrana) basilaris, auf welcher die Sinneszellen liegen, *C* Membrana tectoria, *KS* knöcherne Scheibe, *L* Limbus laminae spiralis, *Lo*, *Lo¹* die beiden Blätter der Lamina spiralis ossea, zwischen welchen bei *N* der *N. acusticus* (samt Ganglion links von *L*) verläuft, *Ls* Ligamentum spirale cochleae, *R* Membrana vestibularis (Reißneri), *Sm* Scala media (häutige Schnecke), *St* Scala tympani, *Se* Scala vestibuli.

Beide gehören zum perilymphatischen System und stehen, der Scala media im Laufe folgend, über dem blinden Ende derselben, d. h. an der sogen. Cupula terminalis, miteinander in offener Verbindung. Gegen die Paukenhöhle zu wird die Scala vestibuli durch das in die Fenestra ovalis eingelassene Glied der Gehörknöchelchen-Kette, den Steigbügel (Stapes), die Scala tympani dagegen durch eine, die Fenestra rotunda ausfüllende Haut, die Membrana tympani secundaria abgeschlossen. Basalwärts, am Boden der knöchernen Schnecke, öffnet sich der Aquaeductus cochleae.

Histologie der Säugetierschnecke.

Die in der knöchernen Schneckenachse verlaufenden Fasern des Hörnerven biegen im Laufe nach aufwärts seitlich ab und kommen in die zweiblättrige Lamina spiralis ossea zu liegen. An dem freien Rand der letzteren treten sie hervor und strahlen auf der Innenfläche der Lamina basilaris in ihre Endfibrillen aus. Letztere treten an die Sinneszellen s. Haar- oder Hörzellen heran, und diese sind zwischen den resistenten Stütz- und Isolationszellen oder Bacilli wie in einem Rahmen ausgespannt. Von der Oberfläche der Bacilli aus zieht sich eine netzartig durchbrochene Haut (Membrana reticularis) lateralwärts, und in deren Maschen sind die Endhaare der Hörzellen eingelassen. Letztere werden von einer soliden Membran — Membrana tectoria (Cortii) bedeckt, welche vom Labium vestibulare der Lamina spiralis ossea entspringt. Die Basilar-

membran besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus hellen, fadenförmigen, sehr elastischen Fasern, deren man beim Menschen circa 16—20 000 unterscheidet.

Äußeres Ohr.

Eine eigentliche Ohrmuschel (**Auricula**) tritt erst bei den Säugetieren als eine neue Erwerbung auf. Sie existiert schon bei den Monotremen und steht speziell bei *Echidna* mittelst des mit ihr ein Continuum ausmachenden knorpeligen Gehörganges mit dem oberen Ende des Hyoids in organischer Verbindung¹⁾.

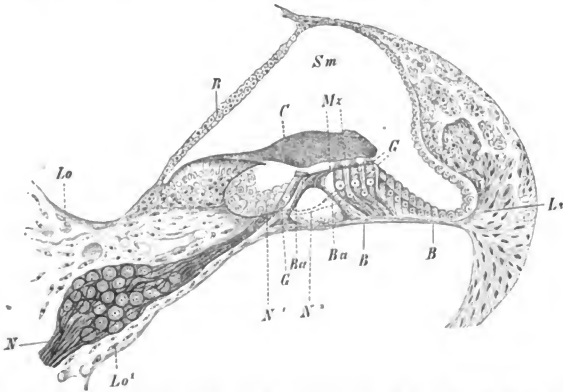


Fig. 214. Das Corti'sche Organ nach Lavdowsky. *B*, *B* Lamina basilaris, *Ba*, *Ba* Bacilli oder Stützzellen, *C* Membrana tectoria (Corti), *Lo*, *Lo'* die beiden Platten der Lamina spiralis ossis, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Mz* Membrana reticularis. *N* Gehörnerv mit Ganglion, *N'*, *N''* der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G*, *G*) tretende Nerv, *R* Membrana vestibularis (Reißneri) —, *Sm* Scala media.

Bei ihrem Zustandekommen, bzw. bei ihrer weiteren Fortentwicklung, welche, wie wir sehen werden, zu typischen Reliefbildungen führt, spielt die Hautmuskulatur, als treibende und bestimmende Kraft, die wesentlichste Rolle.

Bei höheren Säugetieren²⁾ handelt es sich bei der Ontogenese der Muschel und der damit auch hier kontinuierlich verbundenen Pars cartilaginea des äußeren Gehörganges um eine Anzahl von hügeligen Prominenzen, welche dem ersten und zweiten Kiemenbogenwulst aufsitzen und welche die äußere Öffnung der hyoidalen Kiemen-

¹⁾ Ob dieses Verhalten, wie es den Anschein hat, auf genetische Beziehungen zwischen der Ohrmuschel und dem branchialen Bogenapparat zurückweist, muß die Zukunft lehren. Die betr. Entwicklungsvorgänge speziell beim Menschen sprechen entschieden dafür.

²⁾ Weitgehende Reduktionen kann die Ohrfalte z. B. bei unterirdisch oder im Wasser lebenden Säugetieren erfahren.

spalte (Spiraculum der Fische) begrenzen. Der ventrale Abschnitt der letzteren schließt sich, der dorsale bleibt offen und wird zum Eingang des Meatus auditorius externus. Jene „Aurikularhöcker“

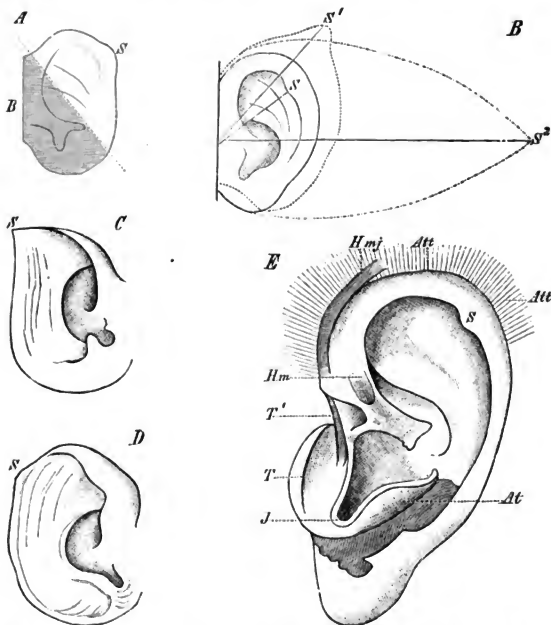


Fig. 215. A Ohrmuschel (Primatenform), an welcher die Ohrhügelzone schraffiert und die Ohrfaltenzone weiß gelassen ist. B Basis der Ohrmuschel. B Ohrmuschel des Menschen, des Pavian und des Rindes mit gleicher Basis aufeinander gezeichnet, *S* Spina, d. h. Ohrspitze des menschlichen, *S'* des Pavian- und *S''* des Rindsohres (homologe Punkte). Die von *S*, *S'*, *S''* zum vorderen Ohreinschnitt gezogenen Linien bezeichnen die Höhenverhältnisse der drei Ohren. C Ohrmuschel von *Macacus rhesus* mit Ohrspitze (*S*) nach oben, D von *Cercopithecus* mit Ohrspitze (*S*) nach hinten, E Ohrmuschel des Menschen von der lateralen Seite mit den Muskeln: *At* Antitragicus, *Att* Attollens auriculae, *Hm* M. heliceis minor, *Hmj* M. heliceis major, *J* Incisura intertragica. *S* umgerollte Ohrspitze (Spina), *T* M. tragus, *T'* Inkonstantes Bündel, welches sich vom M. tragus zum Helixrand hinüberstreckt. Den Figuren A—D liegen die Schwalb'schen Abbildungen, der Fig. E eine solche von Henle zugrunde.

werden, indem sie sich zu einem plumpen Ring zusammenschließen, später zu den charakteristischen Protuberanzen der Ohrmuschel, wie sie in der menschlichen Anatomie unter dem Namen des Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix etc. bekannt sind.

Die große formelle Variationsbreite der Ohrmuschel in den verschiedenen Gruppen der Säugetiere betrifft namentlich diejenige Partie derselben, welche frei nach oben oder nach hinten absteht. Man pflegt sie als Ohrfalte der basalen, d. h. der dem Schädel angewachsenen Region, als Ohrhügelzone gegenüberzustellen (vergl. Fig. 215 A).

Die unter der Herrschaft des *N. facialis* stehenden Muskeln, welche das Ohr als Ganzes bewegen, zerfallen bei den meisten Säugetieren, deren Ohren bekanntlich einer viel ausgiebigeren Bewegung fähig sind, als die des Menschen, in folgende Unterabteilungen: a) Einwärtszieher, *Mm. attrahentes s. adductores*, b) Heber, *Mm. levatores s. attolentes*, c) Auswärtszieher, *Mm. abductores s. retrahentes*, d) Niederzieher, *M. depressores* und e) Dreher, *Mm. rotatores* der Ohrmuschel. —

Die Ohrmuskulatur der Säugetiere macht eine der höheren Entwicklung ihres jeweiligen Trägers parallel laufende Reduktion durch, und auf Grund dessen lassen sich die betreffenden Tierarten in eine gewisse Reihenfolge bringen. Zu unterst stehen die Artio- und Perissodactyla, dann folgen die Caniden, Feliden und Halbaffen. An diese schließen sich die Affen an, welche zum Menschen hinüberleiten.

Rückblick.

Die spezifischen, perzipierenden, d. h. reizaufnehmenden Elemente der Sinnesorgane, sind ektodermaler (epithelialer) Herkunft und setzen sich durch Nervenfasern mit dem centralen Nervensystem in Verbindung.

Auch das Mesoderm kann sich, allerdings immer nur sekundär, insofern am Aufbau der Sinneswerkzeuge beteiligen, als es stützende, bzw. schützende Zuschüsse liefert.

In phylogenetischer Beziehung müssen alle Sinnesorgane vom Integument aus ihren Ursprung genommen haben, allein nur ein Teil derselben, die Hautsinnesorgane, verharren zum großen Teil in dieser ihrer Lage, während andere, zu Organen höherer Ordnung sich differenzierend, an den Kopf gebunden erscheinen, wo sie mehr oder weniger tief in Buchten und Hohlräume verlagert sind (Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan).

Die **Hautsinnesorgane** zerfallen, abgesehen von den in allen Wirbeltierklassen vorkommenden freien Nervenendigungen, je nachdem sie sich bei wasserlebenden, oder bei terrestrischen Wirbeltieren finden, in zwei große Gruppen, die sich in ihrem Auftreten geradezu gegenseitig ausschließen.

Soweit es sich um ein feuchtes Medium handelt, begegnet man bei den Sinneszellen stets einer Stab-, Birn- oder Keulen-Form. Die in der Regel in hügel-, knospen- oder plattenförmiger Gruppierung auftretenden Elemente stehen unter der Herrschaft von Nervenbahnen, welche bei der Metamorphose (Amphibien) zusamt den betreffenden Endapparaten wieder verschwinden.

Nur da, wo, wie im Seh-, Geruchs-, Riech-, Geschmacks- und Gehörorgan, durch Drüsensekrete oder die umgebende Lymphe für eine stetige Befeuchtung gesorgt ist, sehen wir die Stab- oder Keulen-

form auch bei den terrestrischen, luftatmenden Vertebraten persistieren, während im Bereich der Haut andere, neue, celluläre, bezw. corpuskuläre Elemente von verschiedener Form auftreten.

Am **Geruchsorgan** hat man zwei genetisch verschiedene Teile zu unterscheiden: einen centralen, bezw. cerebralen und einen peripheren, integumentalen Teil. Aus letzterem geht, unter grubenförmiger Einsenkung des Ektoderms, das Sinnesepithel und, in weiterem Sinne, die Riechschleimhaut hervor. Die von hier auswachsenden „Riechfäden“ erreichen während der Ontogenese eine Ausstülpung des sekundären Vorderhirns, die man als Lobus-, oder Bulbus olfactorius bezeichnet.

Bei Fischen stellen die Riechorgane noch blind geschlossene Gruben vor, und erst von den Dipnoern und Amphibien an kommt es zu einer Verbindung mit der Mundhöhle (Choanen-Bildung). Zugleich treten bei den terrestrischen luftatmenden Vertretern (Amphibien) drüsige Elemente und eine größere Komplikation des nasalen Binnenraumes auf, welche letzterer sich bei den Amnioten durch das Erscheinen von Wulst- und Muschelbildungen noch mehr kompliziert. Diese neue Einrichtung erreicht, unter Vertiefung des gesamten Nasenraumes und unter fortschreitender Differenzierung des Ethmoidalskelettes, bei Säugetieren eine immer höhere Stufe, woraus eine bedeutendere Ausbreitungsmöglichkeit der Riechschleimhaut resultiert. Zugleich geraten die bei niederen Vertebraten nach vorne, in der axialen Verlängerung der Schädelhöhle liegenden Nasenkapseln unter Herausbildung eines sekundären Gaumens mehr und mehr an die ventrale Seite des Neurocranium und werden von vorne her durch die äußere Nase überragt, welche unter gleichzeitiger Reduktion der aufsteigenden Fortsätze der Praemaxillaria beim Menschen als prominentes Organ des Gesichtsschädels imponiert.

Der Anlage eines Organon vomero-nasale (Jakobson'sches Organ) begegnet man schon bei Amphibien, dasselbe kommt aber erst bei Reptilien, und in noch weit höherem Maße bei Säugetieren zu deutlicher Differenzierung. Genetisch ist dasselbe auf die eigentliche Nasenhöhle zurückzuführen, d. h. es stellt ein immer mehr zur Abschnürung kommendes Divertikel derselben dar, welches mit der Mundhöhle in Verbindung tritt und so die Perzeption von Riechstoffen vom Cavum oris aus vermittelt.

Das **Sehorgan** der Wirbeltiere nimmt, was die lichtperzipierende Schicht, die Retina, sowie das Pigmentepithel und den Sehnerven anbelangt, seine erste Entstehung vom Gehirn aus. Alle diese Teile sind also, wenn auch nur indirekt, Derivate des äußeren Keimblattes, und letzteres spielt auch bei der Anlage des Glaskörpers eine wichtige Rolle. Direkt aus dem Ektoderm gehen ferner hervor: das wichtigste dioptrische Element, die Linse, sowie die Bindehaut. Die übrigen Bauelemente des Sehorgans, d. h. die Gefäßhaut mit der Iris (abgesehen von deren, dem Pigmentblatt der Retina entstammenden M. dilatator und M. sphincter), die harte Haut und der Ciliarmuskel sind mesodermalen Ursprunges. Retina, Chorioidea (plus Iris), Sclera (plus Cornea und einem Teil der Conjunctiva) konstituieren die Wände des Augapfels, während die accessorischen Bestandteile des Bulbus oculi durch äußere Bewegungs-, Schutz- und Befeuchtungs-

apparate, d. h. durch Muskeln, Drüsen, Lider, Cilien und Brauen repräsentiert werden.

Wie alle Sinnesorgane, so reagiert auch das Sehorgan sehr fein auf äußere Einflüsse, d. h. es ist, der Umgebung sich anpassend, in seiner Eigenart gleichsam ein Produkt derselben. Mit anderen Worten: je nach verschiedenen Lebensbedingungen wird auch das Sehorgan verschiedene Modifikationen zeigen. So begegnen wir z. B. bei Fischen, deren meist sehr große Augen für das Sehen in der Nähe eingerichtet sind, einer mäßig gewölbten Cornea, einer kugelligen Linse, sowie einem ganz anderen, auf die Einstellung in die Ferne berechneten Akkommodationsapparat, als bei terrestrischen Tieren. Nach außen von der Gefäßhaut liegen noch eine oder zwei für die Fische spezifische, glänzende Membranen: die Argentea und das Tapetum lucidum, und neben der Eintrittsstelle des Nervus opticus findet sich bei Knochenfischen und bei *Amia* ein bipolares Wundernetz, die sogen. Chorioidaldrüse. Die Sclera kann verknorpeln, oder verknöchern, doch kommt dies auch bei anderen Wirbeltiergruppen (Amphibien und Sauropsiden) vor.

Im Gegensatz zu dem Fischauge ist das Amphibienauge im allgemeinen nur von geringer Größe und dokumentiert nicht nur keinen wesentlichen Fortschritt, sondern zeichnet sich vielmehr in mancher Hinsicht dem Fischauge gegenüber durch negative Charaktere aus (Fehlen eines Tapetum, einer Argentea, einer Chorioidaldrüse etc.). Die Linse ist jetzt nicht mehr kugelig, sondern zeigt eine stärker gewölbte hintere und eine weniger gewölbte vordere Fläche. Für die Akkommodation sorgt ein eigenartiger Muskelapparat, doch tritt auch ein *Musculus ciliaris* auf, wie wir ihn in weiterer Fortbildung wieder bei den Annioten begegnen.

Während bei Fischen und Dipnoern das feuchte Medium für die Befeuchtung, resp. Reinhaltung der freiliegenden Bulbusfläche genügt, treten von den Amphibien an drüsige, genetisch von der *Conjunctiva* abzuleitende Organe auf, welche jene Rolle übernehmen.

Die bei Fischen und Dipnoern noch starren, unbeweglichen Augenlider setzen sich auch bei den Amphibien noch nicht sehr deutlich von der Umgebung ab und stehen überhaupt noch auf niedriger Entwicklungsstufe. Der hierin sich aussprechende Mangel wird durch die von den ungeschwänzten Amphibien an auftretende und durch die ganze übrige, höhere Wirbeltierreihe fortvererbte Nickhaut, die sozusagen ein drittes Augenlid darstellt und die unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates steht, ausgeglichen.

Bei Sauropsiden, so namentlich bei Vögeln, erreicht der Augapfel eine im Verhältnis zum Kopf viel beträchtlichere Ausdehnung, als bei den Amphibien und zeigt auch vielfach äußere Formunterschiede. Die unter Muskeleinfluß stehenden Augenlider gelangen jetzt auf eine höhere Stufe der Ausbildung, und die Cornea ist sehr stark gewölbt. Der Ciliarmuskel, schon bei Reptilien ungleich besser entwickelt als bei Amphibien, erreicht bei Vögeln unter allen Vertebraten überhaupt den höchsten Grad seiner Ausbildung. Der im Sauropsidenauge auftretende Fächer oder Kamm scheint in wichtigen Beziehungen zur Ernährung des Augeninnern und der Retina zu stehen.

Die Ciliar- und Iris-Muskulatur des Sauropsidenauges ist quergestreift. Bei Reptilien kommen da und dort, bei Vögeln dagegen stets, zwei Augendrüsen, eine Tränen- und eine Nickhautdrüse vor.

Bei den Säugern, zumal bei den Primaten, erscheint der Augapfel ungleich tiefer in die knöcherne Orbita eingesenkt, als bei den meisten übrigen Vertebraten. Infolgedessen treten in der Sclera in der Regel keine Verknorpelungen oder gar Verknöcherungen mehr auf. Der Bulbus ist mehr oder weniger rundlich, und die Cornea besitzt meistens eine ausgesprochene Wölbung. In der Chorioidea, wo es zu feinerer Differenzierung der Gefäßschichten kommt, erscheint häufig ein Tapetum fibrosum und cellulolum. Die Ciliar- und Iris-Muskulatur besteht aus glatten Elementen, und die Linse ist auf ihrer hinteren Fläche stärker gewölbt, als auf der vorderen.

Bei Säugetieren sind zu der Nickhaut- und Tränendrüse noch zwei neue, an die Augenlider geknüpfte Drüsenapparate, die *Glandulae tarsales* und *ciliares*, hinzugekommen.

Bei wasserlebenden Säugern erscheint der ganze Tränenapparat in Anpassung an das umgebende Medium mehr oder weniger rückgebildet, und bei unterirdisch lebenden Säugern ist das ganze Auge in regressiver Metamorphose begriffen, eine Tatsache, die auch durch nächtlich, in Höhlen etc. lebende Fische und Amphibien eine weitere Illustration erhält. Dieser Rückbildungsprozeß kann hier zum vollständigen Verlust des Sehvermögens führen.

Andererseits aber liegt auch die Möglichkeit vor, daß das Sehorgan in Anpassung an das Leben im Dunkeln eine in ganz bestimmter Weise gerichtete Umbildung erfährt (gewisse Tiefseefische).

Während die Urgeschichte des Riech- und Sehorganes der Wirbeltiere noch im Dunkeln liegt, kann hinsichtlich des Geschmacks- und Gehörorganes wohl kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß dieselben phylogenetisch von Hautsinnesorganen abzuleiten sind.

Was zunächst das **Geschmacksorgan** anbelangt, so läßt sich dasselbe auf die sog. Endknospen, also auf Organe zurückführen, die bei *Anamnia* ursprünglich an verschiedenen Körperstellen über die äußere Haut zerstreut liegen, die sich aber von den Dipnoern und Amphibien an auf die Mund- und Rachenhöhle beschränken, bis sie schließlich bei Säugetieren ihr hauptsächlichstes Verbreitungsgebiet auf der Zunge finden.

Das **Gehörorgan** weist, wie schon die Innervation zeigt, auf jene Hautsinnesorgane wasserlebender Wirbeltiere zurück, die man als Nervenbügel bezeichnet. Der bei denselben häufig zu beobachtende Vorgang, daß sie sich nach der Tiefe verlagern und hier zu unterliegenden Skelettteilen Beziehungen gewinnen, muß sich auch unter stetiger, weiterer Fortbildung und Differenzierung der betreffenden Organe in der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Gehörorganes abgespielt und so schließlich zur Aufnahme des gesamten Apparates in eine knorpelig-knöcherne Hörschale geführt haben. Anfangs, d. h. bei niederen Typen, noch eine mehr oder minder große Selbständigkeit besitzend, wurde die Hörschale im Laufe der Phylogenese immer mehr in das übrige Kopfskelett mit einbezogen und von demselben gleichsam assimiliert.

Das Primäre also ist das mit den betreffenden Sinnesepithelien aus dem Ektoderm sich entwickelnde häutige Gehörorgan. Dieses

entsteht in bilateral symmetrischer Anlage zu beiden Seiten des Nachhirns und senkt sich bei weiterer Entwicklung immer tiefer in das mesodermale Gewebe, aus dem später die Skeletteile des Kopfes hervorgehen, hinein. Das Skelettgewebe liefert dann um das in einen Utriculus, Sacculus, in Bogengänge und in eine Schnecke sich differenzierende „häutige Labyrinth“ eine feste Außenhülle, das „knöcherne Labyrinth“. — Beide zusammen bezeichnet man als das innere Gehörorgan.

Für die eigentliche Gehörfunktion kommt wahrscheinlich nur die Schnecke in Betracht, und da sie bei vielen Anamnia kaum in den ersten schwachen Spuren auftritt, während der Bogenapparat mit seinen Ampullen bereits ausgebildet ist, so wird man zu der Annahme gedrängt, daß es sich bei jenen niederen Formen, wie vor allem bei Fischen und Dipnoern, noch nicht um ein wohl differenziertes Gehörorgan handeln kann. Jedenfalls spielt bei ihnen die Schallperzeption nur erst eine untergeordnete Rolle, und die Hauptaufgabe des Organs besteht darin, einen Gleichgewichtsapparat zu bilden, der seinem Besitzer bei der Bewegung im Raume zur Orientierung dient.

Somit sind in dem, was man schlechtweg als Gehörorgan zu bezeichnen pflegt, funktionell zwei verschiedene, architektonisch aber zu einer einheitlichen Masse verbundene Apparate zu erblicken: ein einfacherer, phylogenetisch älterer Orientierungsapparat und ein ungleich komplizierterer, erst bei höheren Formen ganz allmählich zu voller Entfaltung kommender, eigentlicher Gehörapparat. Ersterer, bei allen Vertebraten prinzipiell gleich gestaltet, stellt das konservative, letzterer das fortschrittliche Prinzip dar.

Während nun die Fische, Dipnoer, Urodelen und Gymnophionen, sowie ein kleiner Teil der Anuren und Reptilien nur ein inneres Gehörorgan besitzen, tritt bei allen übrigen Wirbeltieren ein sogen. mittleres Gehörorgan hinzu. Dieses besteht aus der Paukenhöhle und aus einer dieselbe mit dem Rachen in Verbindung setzenden Röhre, der Ohrtrompete. Nach außen durch eine, anfangs noch im Niveau der Haut liegende, später aber mehr nach der Tiefe sich verlagernde, schwingende Membran, das Trommelfell, abgeschlossen, birgt es in seinem Innern die sogen. Gehörknöchelchen, welche genetisch auf den proximalen Abschnitt des mandibularen und hyoidealen Bogens zurückzuführen und dazu bestimmt sind, die Schwingungen des Trommelfells auf das innere Gehörorgan zu übertragen.

Zu dem Mittelohr gesellt sich von den Amphibien an noch eine weitere, an der Außenwand der Ohrkapsel liegende Öffnung hinzu, die Fenestra rotunda. Bei höheren Formen unterscheidet man endlich als dritte Abteilung des Gehörorganes noch ein äußeres Ohr, welches sich bereits bei Sauropsiden, wo das Trommelfell schon mehr in die Tiefe sinkt, anbahnt. Es handelt sich dabei um die Anlage eines äußeren Gehörganges. Bei Säugetieren kommt als letzte und jüngste Erwerbung noch eine Ohrmuschel dazu, welche als Schallbecher fungierend, eine typische Skulpturierung erfährt und genetisch höchst wahrscheinlich auf das Viszeralskelett zurückzuführen ist.

F. Organe der Ernährung.

Darmkanal und seine Anhänge.

Der Darmkanal (*Tractus intestinalis*) stellt eine mit der Mundöffnung beginnende, den Leibesraum (*Cölo*m) durchziehende und mit dem After endigende Röhre dar, deren Länge in erster Linie von der Qualität der Nahrung abhängt. Bei den Pflanzenfressern trifft man stets größere Masse als bei Fleischfressern, während die Omnivoren die Mitte halten. So beträgt z. B. die Länge des Darmes bei dem Schaf und bei der Ziege 27 Körperlängen, beim Rind 20, beim Schwein 14—15, beim Kaninchen 10, beim Hund 6, bei der Katze 4 und bei gewissen Fledermäusen (*Rhinopoma*) nur $1\frac{1}{2}$ ¹⁾.

Die Wandungen des Darmes bestehen aus mehreren Schichten, die sich jedoch in ihrer Zahl an verschiedenen Körperstellen verschieden verhalten. Durch die ganze Länge des Darmkanales hindurch erstreckt sich die als innere Auskleidung dienende Schleimhaut (*Mucosa*), sowie die nach außen davon liegende Muskelschicht. Die erstere besteht aus einem dem Entoderm entstammenden epithelialen Blatt und aus Bindegewebe. Letzteres geht allmählich in die locker gewebte *Submucosa* über, und diese vermittelt ihrerseits die Verbindung mit den unterliegenden Teilen, wie z. B. mit den Muskeln²⁾.

Das Schleimhautepithel kann als das spezifische (verdauende, sezernierende und resorbierende) Darmblatt bezeichnet werden, aus welchem zahlreiche Drüsen ihren Ursprung nehmen.

Die zum weitaus größten Teil aus glatten Elementen bestehende Muskelschicht zerfällt in der Regel in eine äußere Längs- und eine innere Querlage; sie sorgt für die Peristaltik, d. h. sie bringt den Nahrungsstoff mit der gesamten epithelialen Innenfläche des Darmes in möglichst innige und allseitige Berührung und schafft die nicht resorbierbaren Stoffe aus dem Körper hinaus.

Nur am Anfangs- und Endstück des Darmrohres (über Ausnahmen vergl. den Fischdarm) findet sich quergestreifte, unter dem Einfluß von Gehirn- resp. Spinalnerven stehende Muskulatur.

¹⁾ Beim Pferd mißt der Dünndarm 22 m, das Colon 3,5 m. Letzteres, sowie das Coecum sind sehr weit und fassen zusammen 90 Liter. Ähnliche Verhältnisse zeigen die übrigen Perissodactyla. Beim Tapir beträgt die Totallänge des Darmkanals ungefähr 23 m, beim Kamel 36 m, bei Hippopotamus 50 m. Beim Rind messen Dünn- und Dickdarm zusammen 54 m, beim Schwein nur 19 m, bei Elephas etwa 14—18 m. — Auch die Sirenen haben einen außerordentlich langen Darm, welcher bei *Halicore* die Körperlänge 13-, bei *Rhytina* sogar 20 mal übertrifft, resp. übertraf. Auffallend ist dabei die Länge des Colon, welche diejenige des Dünndarmes entweder erreichen, oder sogar weit übertreffen kann.

Bei den Primaten verhält sich der Darmkanal zur Körperlänge im Mittel wie 1:5—8.

²⁾ Im Bereich der *Submucosa* kann sich noch eine glatte Muskelschicht (*Muscularis mucosae*) einschieben.

Zu diesen drei Schichten der Darmwand kommt noch eine äußere, accessorische Umhüllungshaut, das **Bauchfell** (Peritoneum). Dies ist eine seröse, an ihrer freien Fläche mit Plattenepithelien überzogene Membran, welche den ganzen Leibesraum auskleidet, denselben zu einem großen Lymphraum gestaltet und von der Körperwand auf die inliegenden Eingeweide übergreift. So kann man ein wandständiges (parietales) und ein inneres (viszerales) Blatt unterscheiden. Der Übergang zwischen beiden wird durch das aus zwei Blättern bestehende **Mesenterium** dargestellt, und dieses dient nicht nur als Aufhängeapparat, sondern auch als Leitband für die von der Körperwand auf die Eingeweide übertretenden Gefäße und Nerven, sowie für die vom Darm ausgehenden Chylusbahnen. Die Nerven entstammen weitaus zum größten Teil dem sympathischen System.

Der vordere Abschnitt des primitiven Darmrohrs fungiert nicht nur als **Nahrungsweg**, sondern auch als **Atmungshöhle**, und zwar beruht das Zustandekommen der letzteren auf folgenden zwei Einrichtungen: Es bildet sich beim Fetus eine Reihe hintereinander liegender, taschenartiger Ausstülpungen der Schleimhaut, gegen welche sich das Ektoderm einsenkt, und welche schließlich nach außen durchbrechen können. Zwischen den so gebildeten Öffnungen liegen die uns vom Kopfskelett her bekannten Viszeralbögen, in deren Bereich gewisse Einrichtungen des Gefäßsystems entstehen, mittelst deren unter dem Einfluß des vorbeiströmenden Wassers ein beständiger Gasaustausch des Blutes bewirkt wird. Kurz, es kommt zur Entwicklung von **Kiem**en.

Wenn auch die Kiemen nur bei Fischen, Dipnoern und wasserlebenden (bezw. bei Larven von) Amphibien eine physiologische Rolle spielen, so stellt doch auch bei höheren Wirbeltieren, ehe es bei ihnen zur Bildung eines eigentlichen Gaumens kommt, der hinter den Choanen liegende große Abschnitt des Cavum oris et pharyngis einen gemeinsamen Luft- und Nahrungsweg dar (Fig. 217 A—C).

Mit der Schaffung eines sekundären Gaumens (Mehrzahl der Amnioten) scheidet sich die primitive Mundhöhle in ein oberes, respiratorisches und in ein unteres, nutritives Cavum, oder in eine Nasenhöhle und in eine sekundäre oder definitive Mundhöhle. Allein diese Trennung ist auch bei den höchsten Wirbeltieren, wie bei den Säugern (Fig. 217 C), keineswegs eine absolute, insofern in jenem zweiten Abschnitt des Vorderdarmes, den man mit dem Namen Schlundkopf

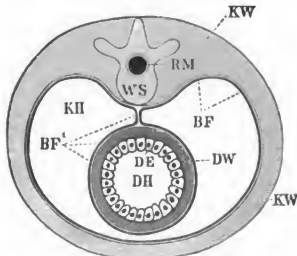


Fig. 216. Querschnitt durch den Wirbeltierkörper. Schema. *BF* das Bauchfell, welches die Leibeswand auskleidet, bei *BF'* den Darm überzieht und ihn an der Rückenwand des Körpers durch ein Gekröse (Mesenterium) befestigt, *DE* Darmepithel, *DH* Darmhöhle, *DW* Darmwand, *KH* Körperhöhle, *KW* Körperwand, *RM* Rückenmark und *WS* Wirbelsäule im Querschnitt.

(Pharynx) bezeichnet, und der durch eine, speziell bei Säugern zur Ausbildung kommende häutig-muskulöse Falte, d. h. durch den so-

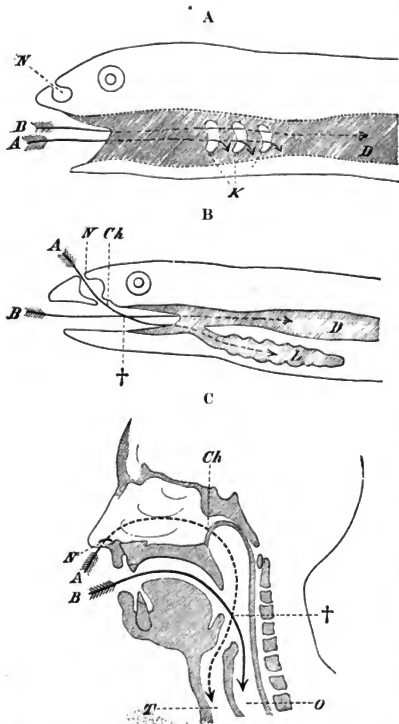


Fig. 217. Schematische Darstellung des Munddarmes der Fische (A), Amphibien, Reptilien (Vögel) (B) und Säuger (C). Ch Choanen (hintere Nasenlöcher), D Darm, K Kiemenlöcher, L Lunge, N Eingang in die Nasenhöhle, O Ösophagus, T Trachea. Der mit A bezeichnete Pfeil deutet den Luft-, der mit B bezeichneten Nahrungsweg an. Das + zeigt die Kreuzungsstelle beider an.

genannten weichen Gaumen, von der Mundhöhle getrennt ist, Luft- und Nahrungsweg wieder eine Strecke weit gemeinsam sind. Erst vom Eingang in den Kehlkopf an sind und bleiben dann beide definitiv geschieden.

Der Darmkanal sämtlicher Wirbeltiere zerfällt — und dies Verhalten muß phylogenetisch sehr weit zurückdatieren — in drei Hauptabschnitte, nämlich in den **Vorder-, Mittel- und Hinterdarm**. Ersterer reicht bis zur Einmündung des Gallenausführungsganges der Leber und läßt sich wieder in vier Unterabteilungen zerlegen; in den Mund-, oder Kopfdarm (Cavum oris), in den Schlundkopf (Pharynx), den Schlund (Ösophagus) und (falls ein solcher ausgebildet ist) in den Magen (Ventriculus). Der stets den größten Abschnitt darstellende Mitteldarm steht mit seinem Anfangsstück in wichtigen Beziehungen zur Leber (Hepar, Jecur) und zur Bauchspeicheldrüse (Pankreas). Er wird in der menschlichen Anatomie als Intestinum

tenue (Dünndarm), oder auch als Jejunum und Ileum bezeichnet. Der Hinterdarm, das Intestinum crassum (Dickdarm), s. Colon der menschlichen Anatomie, kann in einen solchen im enge-

ren Sinne und in einen End- oder Afterdarm (Rectum) zerfallen. Letzterer kann selbständig, oder zusammen mit den Urogenitalkanälen in eine Kloake ausmünden. Zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Hinterdarm findet sich in der Regel eine stärkere, als temporäres Verschlussmittel wirkende Anhäufung der Muskulatur (Valvula pylorica und Valvula ileo-colica). Am Übergang des Mitteldarmes in den Enddarm kann ein Blinddarm (Coecum) entwickelt sein.

Der Verlauf des Darmkanales kann ein gerader, oder ein mehr oder weniger gewundener sein. Im ersteren Falle handelt es sich um primitive Verhältnisse, im letzteren dagegen wird es sich, worauf oben schon hingewiesen wurde, um eine bedeutendere Ausdehnung desselben, und infolgedessen um eine Vergrößerung der resorbierenden, verdauenden Fläche handeln.

Eine nicht unerhebliche Steigerung dieses Verhaltens resultiert aus der häufig zu beobachtenden Erhebung der Mucosa zu Falten, Zotten und Papillen.

Ein Blick auf die Fig. 218 erläutert den dem menschlichen Tractus intestinalis und seinen Anhangsgebilden zugrunde liegenden Bauplan. Alle jene Anhangsgebilde nehmen ihre erste Entstehung vom Darmepithel aus, sie sind also epithelialer Abkunft und stellen entweder zeitlebens drüsige Organe dar, oder legen sich wenigstens ontogenetisch nach dem Typus von Drüsen an. Mesodermale Elemente kommen erst sekundär in Betracht.

Vom Munddarm angefangen, lassen sich folgende Appendikularorgane des Darmes unterscheiden:

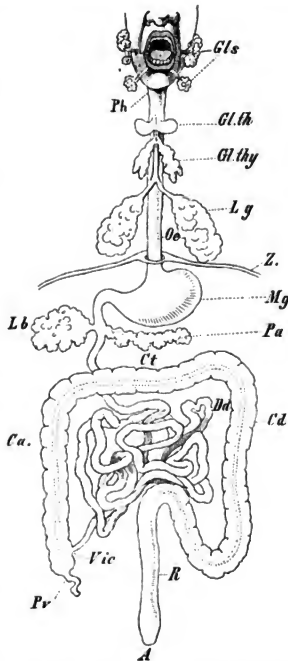


Fig. 218. Schematisches Übersichtsbild über den gesamten Tractus intestinalis des Menschen. *A* Anus, *Ca* Colon ascendens, *Cd* Colon descendens, *Ct* Colon transversum, *Dd* Dünndarm (Mitteldarm), *Gls* Glandulae salivales, *Gl.thy* Glandula thyroidea, *Lb* Leber, *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *Oe* Ösophagus, *Pa* Pankreas, *Ph* Pharynx, *Pr* Processus vermiformis, *R* Rectum, *Vie* Valvula ileo-colica, *Z* Zwerchfell.

1. **Speicheldrüsen** (Glandulae salivales) (Fig. 218 *Gls*).
2. **Schleimdrüsen** (Glandulae muciparae).
3. **Die Schilddrüse** (Glandula thyroidea) (*Gl.th*).

4. Die **Thymusdrüse** (*Glandula thymus*) (*Gl.thy*).
5. Die **Lungen** (*Pulmones*) (Schwimmblase) (*Lg*).
6. Die **Leber** (*Hepar s. Jecur*) (*Lb*).
7. Die **Bauchspeicheldrüse** (*Pankreas*) (*Pa*).

Dazu kommen noch die in die Darmwand eingebetteten **Magen- und Darmdrüsen**.

Vorderdarm.

Munddarm.

Abgesehen von *Amphioxus* und den *Cyclostomen*, von welchen ersterer (vergl. das Kopfskelett) einen von Cirrhustäben, letztere einen, von einem Knorpelring umgebenen Mundeingang, d. h. einen Saugmund, besitzen, sind alle übrigen Vertebraten mit **Kieferbildungen** ausgerüstet.

Eigentliche, d. h. mit Muskeln versehene, fleischige **Lippenbildungen** finden sich erst bei Säugern, und der zwischen ihnen und dem Kiefferrand existierende Raum wird als Vorhof des Mundes (*Vestibulum oris*) bezeichnet. Er kann sich zu sogen. Backentaschen aussacken, welche als Aufbewahrungsort für Nahrung dienen (viele Affen und Nager).

Die die allerverschiedensten Formverhältnisse aufweisenden Lippen der Säugetiere, in Gemeinschaft mit den Backen, sowie mit der beweglichen, muskulösen Zunge ermöglichen das Saugen und stehen auch in wichtiger Beziehung zur artikulierten Sprache des Menschen. Die Monotremen sind die einzigen Säugetiere, welche der Lippenbildungen gänzlich entbehren; die Kiefferränder sind hier, ähnlich wie bei Vögeln und Cheloniern, mit einer Hornscheide bekleidet (s. später).

Die **Organe der Mundhöhle** zerfallen in vier Abteilungen, welche die **Zähne**, die **Drüsen**, die **Zunge** und **lymphoide Apparate** in sich begreifen.

Zähne.

Das dem Ektoderm entstammende Schleimhautepithel der Mundhöhle wuchert in die Tiefe, bildet die sogen. Zahnleiste, oder den Schmelzkeim und trifft hier auf kuppelförmige Fortsätze des Mesoderms, die man als Zahnpapillen bezeichnet. Letztere entwickeln an ihrer Oberfläche eine Schicht von zylindrischen Zellen, die sogen. Odontoblasten, und diese liefern die Hauptmasse des späteren Zahnes, das sogenannte Zahnbein (*Substantia eburnea*), während der primäre (ektodermale) Zahnkeim den ungleich härteren Schmelz (*Substantia adamantina*) mit dem Schmelzoberhäutchen (*Cuticula dentis*) aus sich hervorgehen lässt. Beide Substanzen, die ekto- wie die mesodermale, kommen bei diesem Bildungsprozess in die allerengste Verbindung, und das Zahnbein zeigt sich von einem System feinsten Kanälchen (*Canaliculi dentales*) durchzogen, in welche sich Ausläufer der Odontoblasten hineinerstrecken. Eine dritte, am Aufbau des Zahnes sich beteiligende Substanz, ist das im

Bereich der Zahnbasis, oder der Wurzel sich entwickelnde Zement (Substantia ossea), welches mesodermalen Ursprungs ist und in seinem Bau an Knochen erinnert. —

Im Innern des Zahnes liegt ein Hohlraum (Cavum dentis), welcher von der sogenannten Pulpa dentis erfüllt ist. Diese besteht aus Zellen, Nerven und Blutgefäßen, welche letztere, durch ein Loch am Zahnwurzelende (Foramen apicis dentis) eindringend, für die Ernährung des Zahnes sorgen, resp. denselben zugleich zu einem feinen Tastwerkzeug gestalten.

Was die Form und die Ausbildung der Zähne betrifft, so sind sie von der Bewegung und Gestalt der Kiefer, bzw. von der Be-

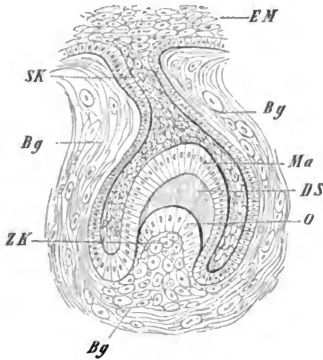


Fig. 219.



Fig. 220.

Fig. 219. Entwicklung eines Zahnes. *Bg*, *Bg* Bindegewebe, welches das Zahnsäckchen liefert, *DS* Dentinschicht, *Ma* Membrana adamantina, *ME* Mundepithel, *O* Odontoblasten, *SK* Schmelzkeim, *ZK* Zahnkeim.

Fig. 220. Längsschnitt durch einen Zahn, halbschematisch. *PH*¹ Eingang in die Pulpahöhle *PH*, *ZB* Zahnbein (Elfenbeinsubstanz), *ZC* Zahnzement, *ZS* Zahnschmelz.

schaffenheit des Kiefergelenkes abhängig. Genau genommen handelt es sich dabei um stetige Wechselbeziehungen zwischen Zahn und Kiefer, und dazu kommt auch noch die gegenseitige Lage der Zähne in den Kiefern, sowie die Verteilung von Dentin, Schmelz und Zement. Je nach dem verschiedenen Härtegrad dieser Substanzen kann sich vor allem die Zahnkrone, und zwar namentlich die Kaufläche, durch funktionelle Anpassung sehr verschieden gestalten.

Bei den meisten unterhalb der Mammalia stehenden Wirbeltieren haben die Zähne im wesentlichen dieselbe Form (homodontes Gebiß), bei den Säugetieren dagegen kommt es zu Differenzierungen in formell verschiedene Gruppen, welche man als Schneidezähne, Eck-Back- und Mahlzähne (*Dentes incisivi*, *canini*, *praemolares* et *molars*) unterscheidet (heterodonter Typus). Wäh-

rend die Schneidezähne meißelartig gestaltet sind, besitzen die Eckzähne eine Kegel- oder Pflockform. Die Prämolaren und Molaren dagegen zeichnen sich durch breite, höckertragende Kronen aus, weshalb man sie auch als *Dentes cuspidati*, bezw. *multicuspidati* bezeichnet.

Bei allen unterhalb der Säugetiere stehenden Vertebraten findet in der Regel ein unbeschränkter Zahnersatz („Dentition“) das ganze Leben hindurch statt (polyphyodonter Typus), und diese Regenerationsfähigkeit hat bei niederen Vertebraten auch eine Parallele bei anderen Organen. Bei den Mammalia dagegen werden bei immer höher gehender Spezialisierung des Einzelzahnes und stetig gesteigerten Ansprüchen an die das Material liefernde Schmelzleiste im Laufe der Phylogenie die sich ursprünglich in ununterbrochener Folge ersetzenden Dentitionen der niederen Vertebraten schließlich zu einigen wenigen „Zahngenerationen“, den „Dentitionen“, zusammengefaßt. Man pflegt dann in der Regel von zwei solchen Zahngenerationen zu sprechen, die man als Milchgebiß und als definitives Gebiß (*Dentes decidui* et *Dentes permanentes*) bezeichnet (diphyodonter Typus). (Über die Anlage eines „prä-laktealen“ Gebisses s. später.)

In den verschiedenen Zahngenerationen oder Dentitionen, die sich formell gleichen, oder mehr oder weniger verschieden sein können, ist also der Ausdruck eines historischen Vorganges, eines Früher und eines Später, zu erkennen.

Fische, Dipnoer und Amphibien.

Als die ersten Hartgebilde im Wirbeltierkörper sind, wie schon beim Hautskelett auseinandergesetzt wurde, Zähne und zahnartige Dentinegebilde zu betrachten, und zwar von ähnlicher Form, wie sie uns bei den Selachiern in deren Hautzähnen, resp. Plakoidschuppen heute noch erhalten sind. Auch für die Mundzähne kann als Urform die einfache Kegelform gelten, hiervon aber sind die Mundzähne der rezenten **Selachier** infolge funktioneller Anpassung schon vielfach abgewichen und sind zu gewaltigen Apparaten ausgewachsen, welche, in mehrfachen Parallelreihen hintereinander sitzend, nicht nur zum Ergreifen und Festhalten der Beute, sondern auch als furchtbare Angriffswaffe dienen.

Bei jenen Anamnia, welche es zur Entwicklung eines knöchernen Kopfskelettes bringen, kann man im allgemeinen drei Gruppen von zahntragenden Belegknochen des Oberkiefers unterscheiden: 1. den Oberkieferbogen (Praemaxillare und Maxillare), 2. den Gaumenbogen (Vomer, Palatinum, Pterygoid), 3. das unpaare Parasphenoid und 4. den Mandibularbogen (Dentale und Spleniale).

Unter den ausgewachsenen Knorpelganoiden finden sich nur bei *Scaphirhynchus* und bei *Polyodon* Zähne. Bei *Acipenser ruthenus* treten sie nur in embryonaler Zeit auf und weisen so auf primitive Verhältnisse zurück. Unter den Teleostiern entbehren die Lophobranchier und die Salmonidengattung *Coregonus* der Zähne vollständig. Bei *Cyclostomen* bestehen dieselben nur aus Hornsubstanz, und von einer Homologie mit den

fertigen, oder auch nur in der Entwicklung fortgeschrittenen Hautzähnen der Selachier kann also keine Rede sein¹⁾.

Die gänzlich schmelzlosen Dipnoër-Zähne stellen messerartig zugeschrägte, aus der Verwachsung einer größeren Anzahl von Einzelzähnen hervorgegangen zu denkende Gebilde dar. Zugleich sieht man hier (bei *Ceratodus*) aufs klarste, daß, wie dies auch für die Amphibien nachgewiesen ist, durch die Verwachsung der aus Knochengewebe bestehenden Basalteile der Zähne der Vomer, das Pterygopalatinum und die Zahnplatten des Unterkiefers gebildet werden.

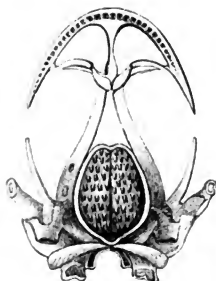


Fig. 221.

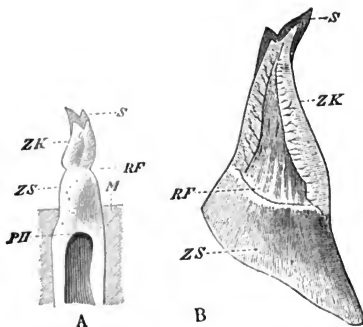


Fig. 222.

Fig. 221. Schädel von *Batrachoseps attenuatus*. Ventralseite, mit den Parasphenoidzähnen.

Fig. 222. A Zahn aus dem Oberkiefer des Frosches, getrocknet, B Zahn von *Salamandra atra*. M Maxilla, PH Pulpahöhle, RF Ringfurche, S Zahuspitze, von Schmelz überzogen, ZK Zahnsackel.

Bei Amphibien tritt im allgemeinen dem von Zähnen starren den Fischschädel gegenüber eine bedeutende Beschränkung in der Zahl der Zähne auf, und zugleich macht sich in ihrer Form ein durchaus einheitlicher Charakter bemerkbar.

Sie sind basalwärts kegelartig verbreitert, sitzen einem Sockelstück auf und finden sich in der Regel am Oberkiefer, Zwischen- und Unterkiefer, sowie am Vomer und Palatinum. Bei gewissen Salamandrinen (z. B. bei der Gattung *Spelerpes* und *Plethodon*) zeigt auch das Parasphenoid, wie bei vielen Fischen, eine bürstenartige Bezahnung, und einem ähnlichen Verhalten begegnet man auch bei gewissen fossilen Formen.

¹⁾ Bei Knochenganoiden und Teleostiern können nicht nur alle die Mundhöhle begrenzenden Knochen, sondern auch das Zungenbein und teilweise die Kiemenbögen („*Ossa pharyngea*“) bezahnt sein. Hier, wie auch am Parasphenoid, sind die Zähne oft hechel-, oder bürstenartig angeordnet. Ihre Form kann kegelartig, zylinder- oder hakenartig sein; auch meißelartige Zähne kommen vor (*Scarus*, *Sarginae*), oder sie bilden ein förmliches Pflaster, sind abgerundet und auf das Zerquetschen der Nahrung berechnet.

Bei den Larvenformen der Anuren finden sich Hornkiefer und Hornzähne, und ähnliche Bildungen trifft man auch bei *Siren lacertina*.

Die Kröten (*Bufones*) und *Pipa* besitzen keine Zähne.

Reptilien und Vögel.

Mit der zunehmenden Festigkeit und Solidität des Kopfskelettes geht bei Reptilien eine stärkere Ausbildung und da und dort auch eine reichere Differenzierung des Gebisses Hand in Hand. Die Zähne sitzen entweder in einer medianwärts offenen Kiefer-Rinne und sind mit der äußeren Zirkumferenz ihrer Basis der Innenfläche derselben angewachsen (*pleurodonte* Saurier: *Lacertilier*, *Scinke*, *Amphisbänen* u. a.), oder sie sitzen am oberen, freien Kiefernrand (*akrodonte*

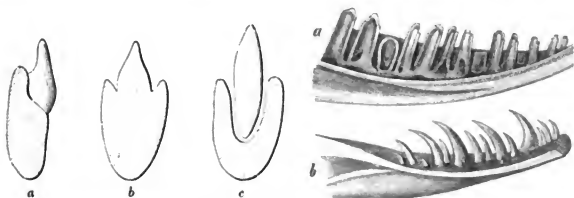


Fig. 223. A Drei Schemate für *pleurodonte* (a), *akrodonte* (b) und *thekodonte* (c) Saurier. B a Unterkiefer von *Lacerta vivipara*, b von *Anguis fragilis*, beide nach Leydig.

Saurier: *Chamäleon*), oder endlich sie stecken in Alveolen, wie bei Krokodiliern und zahlreichen fossilen Reptilien (*thekodonte* Reptilien). (Vergl. Fig. 253, A a, b, c.) Ausser dem Unterkiefer können auch noch die Knochen des Gaumenapparates, d. h. die *Palatina* und *Pterygoidea*, bezahnt sein (*Eidechsen*, *Pythonomorph*en und *Schlangen*).

Was die Form der Zähne betrifft, so herrscht der Kegel vor. Die Zähne sind mehr oder weniger zugespitzt und in der Regel von einheitlichem Charakter. Ausnahmen hiervon finden sich übrigens nicht selten. So besitzen z. B. die *Lacertilier* zweisepitzige Zähne, und bei *Uromastix spinipes*, bei *Agamen*, sowie bei zahlreichen fossilen Formen erscheint sogar ein *heterodontes* Gebiß angebahnt. Nicht selten, wie z. B. bei *Schlangen*, sind auch starke Fangzähne ausgebildet. Auch Reduktionen kommen vor.

Bei Giftschlangen zeigt sich eine wechselnde Anzahl von Oberkieferzähnen in Giftzähne differenziert. So existieren z. B. bei der Kreuzotter (*Vipera berus* und *V. prester*) jederseits zehn, in Querreihen angeordnete Giftzähne; die stärkeren stehen nach aussen, die schwächeren Reservezähne wie im Schutze darunter (Fig. 224 A).

Nur einer dieser Zähne ist mit dem Kieferknochen fest verbunden und besitzt außer seiner eigentlichen Pulpahöhle noch einen,

von letzterer halbringförmig umschlossenen Giftkanal (Fig. 224 B, C, G C), dessen obere, mit dem Giftdrüsenkanal kommunizierende Öffnung an seiner Basis liegt, während seine Ausmündung in kurzer Entfernung von der Zahnspitze sich befindet. (Vergl. den Pfeil in Fig. 224 A.)¹⁾.



Fig. 224. Darstellung der Giftzähne. A Kopf-skelett der Klapperschlange. B Querschnitt etwa durch die Mitte des Giftzahnes von *Vipera ammodytes*, C Querschnitt durch den Giftzahn von *Vipera ammodytes* nahe seinem vorderen Ende. B und C nach Leydig. GC Giftkanal, Gz Giftzahn, PH Pulpahöhle, Rz Reservezähne.

Die Schildkröten besitzen im ausgewachsenen Zustande keine Zähne, und ihre Kiefernänder sind, ganz ähnlich wie bei Vögeln, von Hornscheiden überzogen. Daß aber beide von zahntragenden Vorfahren abstammen, ist sicher erwiesen, denn viele fossile Vögel waren bezahnt, und die Embryonen gewisser Schildkröten (*Trionyx*) besitzen noch Zahnanlagen, die später wieder schwinden.

Säugetiere.

Bei Säugetieren geht die Verkürzung der Kiefer, wodurch eine kräftigere Hebelwirkung erzielt wird, mit einer höheren Ausbildung des Einzelzahnes, sowie mit einer gesetzmäßigen Reduktion der Zahngenerationen (Dentitionen) Hand in Hand. Es handelt sich also, in Anpassung an die Art, Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung, um ein heterodontes Gebiß, das phylogenetisch aus einem homodonten hervorgegangen zu denken ist. Das häufige Auftreten von rudimentären, funktionslosen Zähnen beweist, daß die Zahl²⁾ der

¹⁾ Ein Zahngebilde von besonderer Art stellt der bei Eidechsen- und Schlangen-Embryonen auftretende Eizahn vor. Ursprünglich wohl stets paarig vorhanden und aus umgewandelten Zwischenkieferzähnen hervorgegangen, überragt der lanzettartige Eizahn seine Nachbarn bedeutend nach Form, Stellung, sowie nach Größe und steht an der Schnauzenspitze zwischen den Kiefern wagrecht hervor. Er dient zum Zerschneiden der Eischale und darf nicht verwechselt werden mit der rein epithelialen „Eischwiele“ der Krokodile, Chelonier, Vögel und Monotremen. Sehr bald nach der Geburt werden der Eizahn sowie auch die Eischwiele abgestoßen.

²⁾ Um nur ein Beispiel anzuführen, so zeigt der letzte Mahlzahn des Menschen (*Dens serotinus* [„Weisheitszahn“]) alle charakteristischen Merkmale eines im Schwund begriffenen Organes. Er erscheint zuletzt und geht in der Regel zuerst wieder verloren.

Säugetierzähne im Laufe der Stammesentwicklung eine Verminderung erfahren hat.

Wie bereits erwähnt, sind die Zahngenerationen der Säugetiere in der Regel auf zwei beschränkt; man bezeichnet sie als das Milchgebiß und als das definitive oder Ersatz-Gebiß (*Dentes decidui et permanentes*). Ersteres ist eine historisch ältere Zahngeneration.

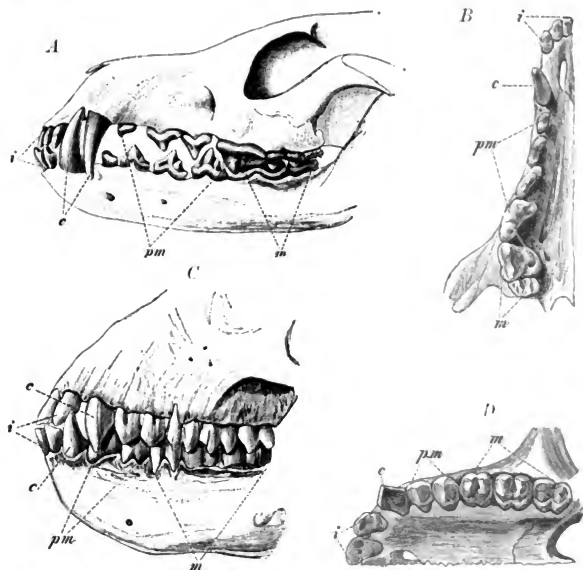


Fig. 225. A Gebiß vom Hund im Profil, B Oberkieferzähne desselben Tieres von der Mundhöhle aus gesehen, C Gebiß des Nasenaffen im Profil, D Oberkieferzähne desselben Tieres, von der Mundhöhle gesehen.
c D. canini, i D. incisivi, m D. molares, pm D. praemolares.

In manchen Fällen tritt die eine der beiden Dentitionen nur noch in Rudimenten auf, oder gerät so gut wie ganz in Wegfall. Andererseits finden sich da und dort noch Spuren einer dem Milchgebiß einst vorangegangenen Dentition, wie z. B. am häufigsten bei den ältesten, noch heute existierenden Säugetierformen, den Beutlern, Insektivoren, Nagern u. a., seltener, und dann auch spärlicher entwickelt, bei anderen Säugern. Man bezeichnet sie als prälakteale Dentition, und wenn man erwägt, daß es auch noch zu einem Ersatz der sog. *Dentes per-*

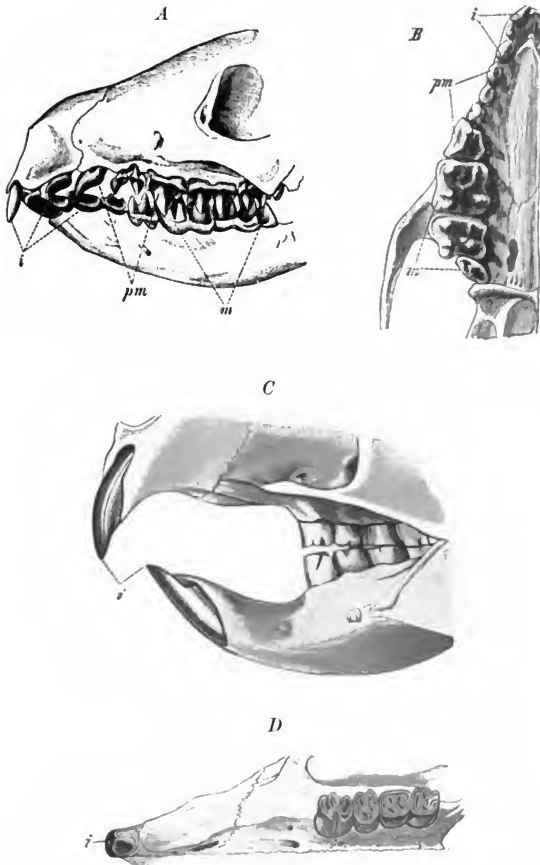


Fig. 226. A Gebiß vom Igel im Profil, B Oberkieferzähne desselben Tieres von der Mundhöhle aus gesehen, C Gebiß vom Stachelschwein im Profil, D Oberkieferzähne desselben Tieres von der Mundhöhle aus gesehen. — i D. incisivi, m D. molares, pm D. praemolares.

manentes kommen kann, so ergibt sich daraus die Möglichkeit, bei den Säugern vier, oder gar vielleicht noch mehr Dentitionen zu statuieren¹⁾.

Die Dentes incisivi, canini und praemolares werden in der Regel gewechselt, während die Molaren keine Vorläufer besitzen.

Alle Zähne, die ursprünglich in geschlossener Reihe angeordnet zu denken sind, stecken in wohl entwickelten Alveolen. Der Eckzahn (Dens caninus) ist nur als ein differenzierter, besonders bei Carnivoren zur Ausbildung gelangender Prämolarzahn aufzufassen. Er fungiert als erster Zahn vorne im Oberkiefer (s. s.) und schließt sich somit an den äußersten (hintersten) der Schneidezähne an, welche meißelartig gestaltet sind und oben im Zwischenkiefer, unten rechts und links von der Symphysis mandibulae stehen. Auf die Eckzähne folgen nach rückwärts die Praemolares, und auf diese, am meisten nach hinten im Kiefer liegend, die Molares (Fig. 225). Beide zeigen ein sehr verschiedenes Verhalten, sowohl nach Größe, als nach Zahl und Höckerbildung. Zwischen dem Eckzahn und den Prämolaren kann ein mehr oder weniger großer Zwischenraum liegen.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alternieren oberer und unterer Zähne; es entsprechen somit die Zähne je eines Kiefers gewöhnlich nicht den Zähnen des gegenüberliegenden, sondern den Zwischenräumen zwischen diesen²⁾.

Aus praktischen Gründen, d. h. um einen raschen Überblick über die Anordnung der Zähne bei den Säugetieren zu gewinnen, hat man sogen. Zahnformeln aufgestellt. Die Ziffern über dem Strich bedeuten von links nach rechts die Zahl der Schneide-, Eck-, Back- und Mahlzähne einer Oberkieferhälfte, die Ziffern unter dem Strich diejenigen einer Unterkieferhälfte.

Also z. B.:

Hund	$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} = 42$
Igel	$\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} = 36$
Stachelschwein	$\frac{1 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3} = 20$

¹⁾ Durch den Polyphyodontismus der niederen Formen und den Oligophyodontismus der Reptilien gelangen wir zum Diphyodontismus der Säugetiere.

²⁾ Was die bereits oben berührte Tatsache bezüglich des Rudimentärwerdens, oder gar des gänzlichen Ausfallens einer der beiden Hauptdentitionen der Säugetiere betrifft, so mag hier noch folgendes erwähnt sein.

Beim Igel, welcher eine Übergangsstufe zwischen dem diphyodonten und dem monophyodonten Stadium darstellt, und ebenso beim Maulwurf ist das Milchgebiß zum Teil unterdrückt, bezw. rudimentär. Bei Skalops und Condylura werden die Milchzähne alle, bezw. zum größten Teil resorbiert, ohne das Zahnfleisch durchbrochen zu haben. Ähnliches kommt bei Pinnipediern (Phoca, Halichoerus, Makrorhinus) vor, doch können hier die Milchzähne auch erst kurz nach der Geburt verschwinden.

Der Zahnwechsel erfolgt also in jenen erstgenannten Fällen schon intrauterin, und die Milchzähne kommen gar nicht zur Verwendung. Dasselbe gilt auch für einige Fledermäuse; bei anderen aber erhält sich das Milchgebiß in Anpassung an die Fütterung des Jungen, welches letzteres sich mittelst desselben an der Zitze der umherflatternden Mutter festhält. Es ist dies ein sehr interessanter Fall von Funktionswechsel, durch welchen ein Organ durch neue Anpassung vom Untergang gerettet wird.

$$\begin{array}{rcl}
 \text{Schaf} & . & . & . & . & . & 0 & . & 0 & . & 3 & . & 3 & = & 32 \\
 & & & & & & 3 & . & 1 & . & 3 & . & 3 & \\
 \text{Katarrhine Affen} & & & & & & 2 & . & 1 & . & 2 & . & 3 & = & 32 \\
 & & & & & & 2 & . & 1 & . & 2 & . & 3 & \\
 \text{Platyrhine Affen} & & & & & & 2 & . & 1 & . & 3 & . & 2 & = & 32 \\
 & & & & & & 2 & . & 1 & . & 3 & . & 2 & \\
 \text{und} & & & & & & 2 & . & 1 & . & 3 & . & 3 & = & 36 \\
 & & & & & & 1 & . & 1 & . & 3 & . & 3 &
 \end{array}$$

Das zahnreichste Gebiß findet sich bei karnivoren Marsupialiern. So lautet z. B. die Zahnformel von

$$\text{Myrmecobius} \quad \frac{4 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 5 \text{ oder } 6}{4 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 5 \text{ oder } 6} = 52-56.$$

Sexuelle Unterschiede existieren im Gebiß zahlreicher Säugetiere. Bei männlichen Affen z. B. sind die bleibenden Eckzähne, sowie der erste Prämolargzahn stärker entwickelt, als bei weiblichen Tieren. Auch beim Wildschwein, bei Monodon, bei Elefanten¹⁾ und bei Dugong existieren Verschiedenheiten, welche mit den geschlechtlichen Kämpfen im Zusammenhang stehen. Jenes korrelative Verhältnis zwischen dem Geschlechte und der Ausbildung der Zähne prägt sich auch darin aus, daß nach Kastration eines Ebers die „Hauer“ im Wachstum stille stehen.

Viel schwerer verständlich sind die Beziehungen zwischen der Haut, resp. zwischen gewissen Integumentalorganen und den Zähnen. So können Anomalien der Zähne ebensowohl gepaart sein mit Haarmangel (Edentaten, fetale Wale, haarlose Hunde) als mit übermäßigem Haarwuchs, wie er sich bei den sogen. „Haarmenschen“ findet.

Die Monotremen besitzen zahnlose, von Hornsubstanz überzogene Kiefer. Daß dies aber nicht der ursprüngliche Zustand ist, erhellt aus der Tatsache, daß Ornithorynchus im Jugendzustand in jedem Ober- und Unterkiefer drei Zähne mit multituberkulärer Krone beherbergt.

Bei Echidna ist die Reduktion des Gebisses viel weiter fortgeschritten, und die in früher Embryonalzeit auftretende Schmelzleiste bildet sich bald wieder zurück.

Der Mangel von Zähnen wird bei den Monotremen durch die Hornpapillen der Zunge ersetzt (Triturationsapparat) und als weiteres Zeichen regressiver Veränderung sind der Verlust der Magendrüsen, die Mehrschichtigkeit des Magenepithels (Triturationsorgan) und die Rückbildung der Kiefer aufzufassen (s. später).

Mundhöhlendrüsen.

Wie die Augendrüsen und die höher entwickelten Drüsen der äußeren Haut, so treten auch die Sekretionsorgane der Mundhöhle erst bei terrestrischen Tieren, d. h. von den Amphibien an, auf. Sie haben die Aufgabe, die mit der äußeren Luft in Berührung

¹⁾ Man kennt Stoßzähne von *Elephas antiquus* von 3,38 Meter und ebensolche vom Mammut von gegen 4 Meter Länge, 60 cm Umfang und von gegen 100 kg Gewicht.

kommenden Schleimhäute durch ihr Sekret anzufeuchten und so vor Vertrocknung zu schützen. Anfangs aus fast indifferenten, nur eine schleimige Masse produzierenden Organen bestehend, differenzieren sie sich später in Apparate, deren Sekret zur Chemie der Verdauung in Beziehung tritt, oder das auch, wie bei Giftschlangen und giftigen Sauriern, zu einer furchtbaren Waffe werden kann.

Mit ihrer höheren physiologischen Aufgabe geht morphologisch eine immer größer werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppierung Hand in Hand. Dabei wechselt auch der histologische Charakter der Art, daß man die verschiedensten Drüsenformen unterscheiden kann.

Amphibien.

Abgesehen von den Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen entwickelt sich bei allen Amphibien vom vorderen Teil des Mundhöhlendaches aus eine tubulöse Drüse, welche bei Urodelen ihrer Hauptmasse nach in den Hohlraum des Septum nasale, resp. des Praemaxillare zu liegen kommt (*Glandula intermaxillaris s. internasalis*). Bei Anuren erscheint sie noch weiter nach vorne in das Cavum praenasale und Cavum subnasale gerückt und ist voluminöser; hier wie dort aber münden ihre Ausführungsgänge in der vorderen Kopfgegend am Gaumen aus. Bei Anuren findet sich in der Choanengegend noch eine zweite Drüse, welche ihr Sekret teils in die hinteren Nasenlöcher, teils in den Rachen entleert (*Rachendrüse*). Auch im Bereiche der Zunge finden sich viele Drüsen.

Reptilien.

Bei Reptilien macht sich den Amphibien gegenüber insofern ein Fortschritt bemerklich, als es schon zu einer Sonderung in Drüsengruppen kommt. So unterscheidet man nicht allein eine der Intermaxillardrüse homologe **Gaumendrüse**, sondern auch noch **Zungen-, Unterzungen-**, sowie obere und untere **Mundranddrüsen**.

Durch einen besonders großen Drüsenreichtum ausgezeichnet sind die Chamäleonten und die Ophidier, bei welch letzteren die Spezialisierung der einzelnen Drüsengruppen am weitesten geht. Aus einem Teil der im Bereich der Oberlippe liegenden **Mundranddrüse** differenziert sich bei Giftschlangen die Giftdrüse oder *Glandula venenata*. Sie ist von tubulösem Bau, in eine feste, fibröse Scheide eingepackt und steht unter mächtiger Muskelwirkung, so daß das Sekret mit großer Energie in den Giftkanal, und von da in den Giftzahn entleert werden kann¹⁾.

Vögel.

Bei Vögeln — und dies gilt vor allem für Klettervögel — finden sich gut entwickelte Unterzungendrüsen. Daß sie denjenigen der Saurier zum großen Teil homolog sind, kann keinem

¹⁾ Sehr giftige Eigenschaften besitzt auch das Sekret der Unterzungendrüse eines mexikanischen Sauriers, des *Heloderma horridum*.

Zweifel unterliegen, dagegen sind die medianen Gaumendrüsen der Vögel den gleichnamigen der Saurier nicht homolog, und dasselbe gilt für die seitlichen Gaumendrüsen. Lippendrüsen fehlen spurlos. Die Zungendrüsen werden vom Glossopharyngeus, die übrigen Drüsen vom Trigeminus innerviert. Über die morphologische Bedeutung der in den Mundwinkel einmündenden Drüse ist noch kein sicheres Urteil möglich.

Säuger.

Bei Säugern unterscheidet man ihrer Lage nach vier größere, phylogenetisch zum Teil erst sekundär voneinander losgelöste Drüsenkomplexe: 1. die Glandula parotis mit dem Ductus parotideus (Stenonianus), 2. die Gl. submaxillaris mit dem D. submaxillaris (Whartonianus), 3. die Gl. retrolingualis mit dem gemeinsam mit dem D. submaxillaris ausmündenden D. retrolingualis und 4. die Gl. sublingualis mit mehreren größeren und kleineren Ausführungsgängen. Alle sind nach dem tubulösen, bezw. tubulo-alveolären Typus gebaut.

Die Gl. parotis, welche, wie ihr Name besagt, in der Regel in der Nähe des äußeren Ohres gelegen ist, entspricht vielleicht der Mundwinkeldrüse der Vögel, keineswegs aber der Giftdrüse der Schlangen (verschiedene Innervation!). Ihre Stammesgeschichte liegt noch nicht klar und weist jedenfalls nicht auf Drüsen am oberen Mundrand zurück. Vielleicht handelt es sich überhaupt um eine neue, erst in der Reihe der Säugetiere gemachte Erwerbung.

Die Gl. submaxillaris liegt im wesentlichen unter dem M. mylohyoideus, und in nächster Nähe, bald über, bald unter dem genannten Muskel, findet sich die Gl. retrolingualis. Die Gl. sublingualis liegt zwischen der Zunge und dem Alveolarrand. Sie ist bei gewissen Säugern eine reine Schleimdrüse, bei anderen eine gemischte, d. h. eine Schleim-Speicheldrüse, bei manchen endlich (gewisse Nager und Insektenfresser) fehlt sie gänzlich.

Alle die genannten Drüsen, mit Ausnahme der Parotis, sind den Mundhöhlendrüsen der niederen Wirbeltierklassen homolog, und dies gilt auch für die zu den größeren Drüsen in nahen räumlichen Beziehungen stehenden kleineren Schleimhautdrüsen (Gl. Gl. buccales, linguales, palatinae und labiales¹⁾). Die Schleimdrüsen der Mundhöhle sind phylogenetisch älter als die serösen Drüsen. Während erstere im wesentlichen nur mechanische Aufgaben (Einschleimung des Bissens) zu erfüllen haben, differenzierten sich letztere, wenigstens teilweise, zu Drüsenapparaten, deren Sekret chemisch auf das Futter einwirkende Enzyme enthält.

Zunge.

Fische und Dipnoër.

Bei **Fischen**, abgesehen von den Cyklostomen, wo die Zunge zum Ansaugen (Petromyzonten), oder auch zum Bohren (Myxine)

¹⁾ Bei Cetaceen fehlen die Speicheldrüsen gänzlich.

dient, besitzt das Organ noch keine selbständige Bewegungsfähigkeit. Es handelt sich vielmehr nur um einen mehr oder weniger dicken Schleimhautüberzug der Copularia des Viszeralskelettes, d. h. des Zungenbeines. Infolgedessen ist die Zunge nur in Gemeinschaft mit dem Viszeralskelett beweglich und fungiert, da sie mit Papillen ausgestattet ist, als Empfindungsorgan. Sie kann auch auf ihrer freien Fläche Zähne tragen (gewisse Teleostier).

Auch bei den Dipnoern besitzt die Zunge noch keine Eigenmuskulatur und steht noch ganz auf dem Stadium der Fischzunge.

Amphibien und Reptilien.

Bei Ichthyoden und jungen Salamanderlarven zeigt die Zunge ein vom Fischtypus nur sehr wenig abweichendes Verhalten. Die definitive Zunge der Salamandrinen darf aber nicht von der Fischzunge abgeleitet werden, da letztere nur in einem kleinen, hinteren, medianen Gebiet dieses Organes Verwendung findet, während der vordere, größere, drüsentragende Teil eine Neubildung ist, welche bei den Fischen keinen Vorläufer hat.

Die ausgebildeten Zungen der Anuren und Urodelen sind bei manchen Formen einander sehr ähnlich, während der betreffende Entwicklungsvorgang bedeutende Verschiedenheiten aufweist. Diese beruhen bei Anuren erstens in der viel kürzeren Dauer des Bestehens der primitiven (Fisch-)Zunge, zweitens auf der frühe beginnenden, viel reichlicheren Muskularisierung, drittens auf dem sehr späten Auftreten der Drüsen, und viertens endlich auf der Art der Angliederung der primitiven Zunge an jenes vor ihr liegende Mundbodengebiet. Bei Anuren aber, wie bei Urodelen, bildet letzteres den größten Teil der fertigen Zunge. Alles in allem erwogen kann man sagen, daß die Anuren-Zunge infolge funktioneller Anpassung (ausgiebigere Verwendung des Organs beim Erfassen der Beute)¹⁾ eine höhere Ausbildung gewinnt, als dies im allgemeinen für die Urodelen gilt.

In der Regel ist die Amphibienzunge nur mit ihrem Vorderende oder mit einem Teil ihrer Ventralfläche angewachsen, oder aber sie ist ringsum frei und kann vermittelt eines komplizierten Mechanismus weit aus der Mundhöhle hervorgeschossen werden (Spelerpes).

Die Reptilien-Zunge ist ein sehr viel weiter entwickeltes Organ, als die Amphibienzunge. Letztere entsteht, wie bereits erwähnt, im wesentlichen im Bereich des vorderen Abschnittes der primitiven (fischungenähnlichen) Zunge der Larven, der sich ein ursprünglich getrennt liegendes Gebiet angegliedert hat, welches zwischen Copula und Unterkiefer liegt und das dann den Hauptteil der definitiven Zunge bildet. Diese beiden Gebiete, wovon das letztere (zwischen Copula und Unterkiefer liegende bei Reptilien¹⁾, wie bei Amnioten überhaupt, als Tuberculum impar bezeichnet wird, werden auch zum Aufbau der Reptilienzunge (*Lacerta*) verwendet, dazu kommen aber auch noch ein medialer Abschnitt des zweiten und

¹⁾ Bei der blitzschnellen Bewegung der Froschzunge fungiert der *M. genioglossus* als Protraktor, der *M. hyoglossus* als Retraktor. Die Fähigkeit der Zunge, das betr. Beuteobjekt geradezu zu umgreifen, beruht auf der Wirkung der Binnenmuskeln der Zunge.



Fig. 227.

Fig. 227. Zunge von *Spelerpes fuscus*, hervorgeschnellt.

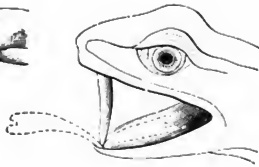


Fig. 228.

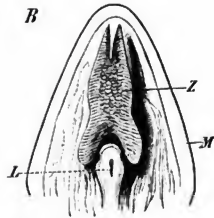
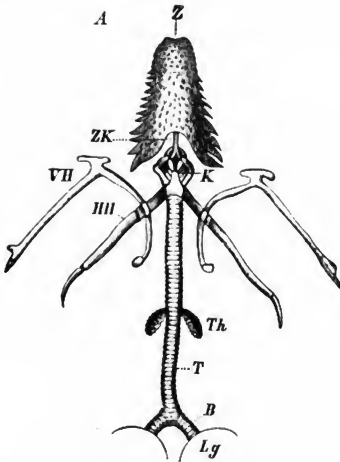


Fig. 229. A Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von *Phyllodactylus europaeus*, B Bronchien, K Kehlkopf, Lg Lunge, T Trachea, Th Glandula thyroidea, VII und III Cornu branchiale I u. II, Z Zunge, ZK Os entoglossum.

B Zunge von *Lacerta*. L Aditus ad laryngem, M Mandibula, Z Zunge.

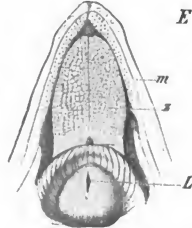
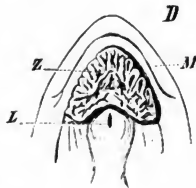
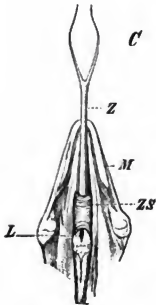


Fig. 230. C Zunge von *Monitor indicus*, D von *Emys europaea*, E vom Alligator. L Aditus ad laryngem, M Mandibula, Z Zunge, ZS Zungenscheide.

ein kleinerer Abschnitt des dritten Viszeralbogens, so wie die so überaus mächtigen, seitlichen Zungenwülste, welche Abgliederungen des ersten Viszeralbogens sind. Letzterer Umstand bedingt dann, daß ein neuer Nerv zur Zunge hereintritt, der den Amphibien fehlt, ein Ast des Trigeminus III.

Bei den Reptilien, wo das Organ zum Teil von einer „Scheide“ umgeben sein kann, ist die freiere Beweglichkeit der Zunge zur Regel geworden. In formeller Beziehung unterliegt sie hier noch ungleich zahlreicheren Variationen als bei Amphibien, und dies gilt namentlich für die Saurier, die deshalb als *Vermilinguia*, *Crassilinguia*, *Brevilinguia* und *Fissilinguia* unterschieden werden. Aus der die letztgenannte Gruppe charakterisierenden gespaltenen Zungenform ist diejenige der Schlangen hervorgegangen. Bezüglich der verschiedenen Typen verweise ich auf Fig. 227—230.

Die geringste Beweglichkeit besitzt die Schildkröten- und Krokodilierzunge, die größte die Chamäleonzunge, welche, ähnlich wie diejenige von *Spelerpes*, wenn auch auf Grund eines ganz verschiedenen Mechanismus, weit aus dem Munde hervorgestoßen werden kann.

Vögel.

Während gewisse Wachstumsverhältnisse der Vogelzunge, wie z. B. die aus einem Teil des zweiten und dritten Schlundbogens hervorgehende Anlage des Zungengrundes, in der Embryonalzeit überall die gleichen sind, so existieren doch eine Reihe von Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Vogelgruppen, wie z. B. zwischen den *Lamelliostriern* und den *Fringilliden*. Dieselben betreffen namentlich das bei den Reptilien bereits erwähnte *Tuberculum impar* und die daraus resultierende Verschiedenheit der vorderen Abgrenzung der Zunge. Wenn sich nun also auch ein direkter Zusammenhang der Vogel- und Reptilienzunge, sowohl nach der formellen, als auch nach der genetischen Seite hin, nicht verkennen läßt, so sind doch jene Unterschiede, wie auch solche im weiteren speziellen Entwicklungsgange, sehr bemerkenswert. Dies gilt z. B. auch für die Muskeln und die Nerven der Zunge, und dabei ist namentlich zu beachten, daß beim Vogel ein sensibler Ast des Trigeminus fehlt, und daß seine Funktion der stark entwickelte *N. glossopharyngeus* übernimmt. Der, wie bereits oben erwähnt, bei den Reptilien als neuer Ast der Zunge hinzutretende *R. lingualis trigemini* hat also bei Vögeln eine Reduktion erfahren.

Die Zunge der Vögel ist im allgemeinen muskelarm und besitzt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Überzug, ja sie kann sogar, wie bei manchen Reptilien, an ihrem Vorderende gespalten, also gegabelt sein (*Colibris*), oder eine pinselartige Form gewinnen. Bei Spechten, auf deren außerordentlich entwickelten dritten Viszeralbogen ich schon im Kapitel über den Schädel verwiesen habe, kann sie mittelst eines komplizierten Muskelapparates weit aus der Mundhöhle hervorgestoßen werden und dient als Greiforgan.

Alle diese Modifikationen sind als Anpassungserscheinungen an die Art und Weise der Nahrungsaufnahme zu erklären, und die-

selben Gesichtspunkte gelten selbstverständlich auch für die meisten Umbildungen, welche das Organ in den übrigen Wirbeltierklassen erfährt.

Am meisten ausgebildet ist die Zunge der Raubvögel und Papageien, bei welch letzteren sie ein breites, dickes Organ darstellt; allein ihre weiche, teigige Beschaffenheit beruht speziell bei Papageien nicht sowohl auf einer besonders stark entwickelten Eigenmuskulatur als vielmehr auf Fett, Gefäßen und Drüsen.

Säuger.

Bei Säugern hat die Zunge nach Volumen, Beweglichkeit und vielseitigster Funktionsfähigkeit ihre höchste Entwicklung erreicht und unterliegt, wie überall, in ihrer Form den allerverschiedensten Anpassungen. Die Eigenmuskulatur ist stets reich ausgebildet und kann, wie dies für die weit vorstreckbare Zunge von Manis und Myrmekophaga gilt, sogar auf das Brustbein übergreifen und eine außerordentliche Differenzierung erfahren.

Auch die Zunge der Wiederkäuer, welchen die oberen Schneidezähne fehlen, repräsentiert ein sehr wichtiges, weit vorstreckbares Organ, welches dazu befähigt ist, die Futterpflanzen abzureißen. Da und dort macht sich auf der Oberfläche der Zunge ein Verhornungsprozeß bemerklich, wie z. B. bei Felines. Meist besitzt die Zunge eine platte, vorne abgerundete, bandartige Form, ist drüsenreich und stets, mit Ausnahme der Cetaceen, vorstreckbar. An ihrer Unterfläche, und zwar in stärkster Ausprägung bei Prosimiern, findet sich ein Faltensystem, die sogen. Unterzunge, deren morphologische Bedeutung noch Gegenstand der Kontroverse ist¹⁾.

Glandula thyreoidea.

Die Schilddrüse entsteht ihrer ursprünglichen Anlage nach als ein medialer Auswuchs der ventralen Kiemenhöhlenwand²⁾. Jener erstreckt sich über die Gegend der ersten vier oder fünf Branchialspalten und kann im Lauf der Entwicklung in zwei Lappen zerfallen. Zu dieser unpaaren Anlage können bei Säugern noch paarige, im hintersten Abschnitt der Viszeraltaschen entstehende Teile hinzutreten.

1) Die sogenannte „Lyssa“ der Säugetierzunge besteht teils aus Knorpel-, teils aus Muskel-, Fett- und Bindegewebe. Das Organ unterliegt sehr zahlreichen Modifikationen und ist als ein letzter Rest des Zungenknorpels niederer Wirbeltiere aufzufassen, was nicht ausschließt, daß starke, weitere Fortbildungen existieren können, die dann als Neuerwerbungen zu beurteilen sind. Dazu können noch andere, sekundär im Anschluß an das mediane Zungenseptum entstandene, oder auch aus der Schleimhaut stammende Stützorgane kommen (Talpa, Erinaceus, Sorex, Karnivoren, Lemuren u. a.).

2) Bei den Tunicaten und bei Amphioxus bleibt das Organ mit dem Schlund zeitlebens in offener Verbindung. Sein klebriges Sekret dient dazu, die kleinen Nahrungspartikelchen zu größeren Massen zu vereinigen, wodurch letztere vor dem Hinausgeschwemmtwerden durch die Kiemenspalten bewahrt werden. Diese ihre Funktion, als wichtiges Unterstützungsmittel bei der Nahrungsaufnahme, gerät bei den veränderten Lebensbedingungen höherer Wirbeltiere in Wegfall, und es kommt zur Abschnürung der ursprünglichen Verbindung mit der Mundhöhle. Auch bei Ammocoetes steht das einfache, von Flimmerepithelien ausgekleidete Organ mit dem Pharynx zwischen der III. und IV. Kiemenspalte noch in offener Verbindung, bei Petromyzon aber, wie bei allen übrigen Wirbeltieren, schnürt es sich davon ab, bildet sich zum größten Teil zurück und verwandelt sich mit dem übrig bleibenden Rest in eine Anzahl von geschlossenen Follikelhaufen.

Die unpaare, mediane Anlage der Säugerschilddrüse entspricht genau der Stelle, wo die gesamte Thyreoidea aller Anamnia und Sauropsiden ihre Entstehung nimmt, d. h. der Gegend vor der Copula des II. Schlundbogenpaares. Nach vorne davon liegt das Tuberculum impar der Zungenanlage.

Bei Selachiern verhartet die unpaare Anlage in ihrer ursprünglichen Form und liegt unter der Symphyse des Unterkiefers, genau in der Medianlinie im Teilungswinkel des Kiemenarterienstammes. Bei erwachsenen Teleostiern stellt die Schilddrüse ein paariges, im Bereich des Hinterendes vom ersten Kiemenbogen liegendes Organ dar.

Die Schilddrüse der Dipnoer besteht aus einem quergelagerten, schmalen Körper, welcher in der Mittellinie eine schwache Einschnürung und dadurch die Andeutung eines Zerfalls in zwei Lappen erkennen läßt. Die mediane Partie des Organes liegt genau am Vorderende der viszeralen Muskulatur.

Bei Urodelen und Anuren, wie überall, handelt es sich zunächst um eine unmittelbar am Vorderende des Perikards erfolgende, unpaare Entstehung, später aber kommt es zur Teilung, und dann liegen

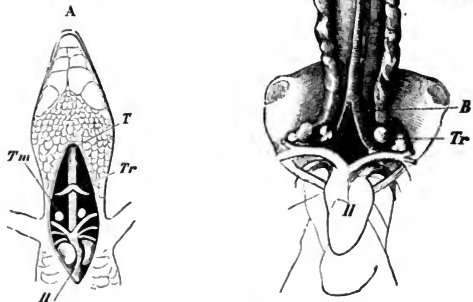


Fig. 231. Gl. thyreoidea (*Tr*) und thymus (*Tm*) von *Lacerta agilis* (A) und von einem jungen Storch (B). *B* Bronchus, *H* Herz, *Oe* Ösophagus, *T* Trachea.

die betreffenden, aus einem Konglomerat von glashellen, epithelialen Bläschen bestehenden Gebilde bei Urodelen an der hinteren Seite des II. Keratobranchiale, bei Anuren dagegen jederseits an der ventralen Fläche des hinteren Zungenbeinhorns, medial von der

vordersten Ausstrahlung des *M. rectus abdominis* (*M. sterno-hyoidens*), oder zwischen dessen Fasern eingeschoben.

Bei Lacertiliern befindet sich die Schilddrüse hinter der Mitte der Trachea, bei Cheloniern, Krokodilen und Ophiidiern ist sie häufig zweilappig und liegt über den großen Gefäßen, nachdem diese aus dem Herz hervorgetreten sind. Eine ähnliche Lage hat das Organ bei Vögeln, ist aber hier paarig.

Die an der ventralen Seite des Larynx und der Trachea liegende Schilddrüse der Säugetiere besteht aus zwei Lappen, die häufig durch einen Isthmus in der ventralen Mittellinie verbunden sind. Letzterer kann, je nach seiner Entwicklung, einen „mittleren“ Lappen darstellen¹⁾.

Alles in allem erwogen ist die Annahme erlaubt, daß die *Gl. thyreoides*, nachdem sie ihrer ursprünglichen Bedeutung verlustig gegangen war (vergl. die Fußnote auf S. 309) einen Funktionswechsel einging. Sie erlitt also keine Rückbildung, sondern persistierte als ein hochwertiges, namentlich bei Säugern durch seinen Blutreichtum ausgezeichnetes Organ. Worin seine Funktion im speziellen besteht, ist nicht bekannt, man weiß nur, daß es sich um die Produktion einer jodhaltigen Eiweißverbindung handelt, deren Überführung in den Lymph- und Blutstrom eine *Conditio sine qua non* für die Integrität des betreffenden Individuums bedeutet. Die totale Exstirpation, bezw. Entartung ist mit den schwersten Folgeerscheinungen auf physischem, wie auf psychischem Gebiet verknüpft²⁾.

Glandula thymus.

Die Thymus zeigt stets eine paarige Anlage. Ihrer Herkunft nach epithelialer (glandulärer) Natur behält sie diesen ihren epithelialen Charakter unter beharrlicher Teilung der ursprünglichen großen Zellen in kleinere Elemente zeitlebens bei.

Bei Selachiern entwickelt sie sich jederseits aus einer entodermalen Epithelwucherung im oberen Winkel der fünf ersten Kiemenpalten, und zwar in der Nähe der Ganglien des IX. und X. Hirnnerven. Auch im Bereich des Spritzloches nimmt sie zum Teil ihren Ursprung, kurz es bestehen deutliche Anzeichen dafür, daß sich ursprünglich alle Kiementaschen an der Entwicklung des Organes beteiligten. Dieses Verhalten prägt sich, wenn auch teilweise nur noch während der Genese, auch bei Teleostiern, Gymnophionen und Schlangen aus.

Auch bei Dipnoërn, Ganoiden, Teleostiern liegt das Organ dorsal von der Kiemenregion, doch finden bereits Modifika-

¹⁾ Unter *Glandula parathyreoides* (Nebenschilddrüse) versteht man solche Teile der Schilddrüse, welche aus der unpaaren Anlage derselben (*Ductus thyreoglossus*) hervorgehen können. Die aus der II–V. Schlundtasche entstehenden sogenannten „Epithelkörper“, sowie der, der hintersten Schlundspalte entstammende *postbranchiale* oder besser: *ultimobranchiale* Körper haben damit nichts zu schaffen, obgleich zwischen ihnen sehr enge Lagebeziehungen, sowohl zur *Gl. thyreoides*, als zur Thymus bestehen können.

²⁾ Die in der Gegend der Carotisteilung liegende Carotisdrüse der Säuger stellt ein Organ von eigenartigem Charakter dar und muß, wie schon beim *Sympathicus* ausgeführt worden ist, zusammen mit anderen Organen (Steißdrüse, Marksubstanz der Nebennieren etc.) in eine besondere Kategorie eingereiht werden, welche aus genetischen Gründen dem sympathischen Nervensystem anzugliedern ist. Ein ähnliches Organ soll auch den Vögeln zukommen.

tionen statt, die sich in einer teilweisen Resorption, sowie in mannigfaltiger Lappung, oder auch in einem sekundären Zusammenfluß ursprünglich getrennter Teile äußern. Bei erwachsenen Urodelen und Anuren liegt die Thymus hinten und oben am Kiefergelenke, während sie bei erwachsenen Schlangen, sowie auch bei Lacer-tiliern und Cheloniern, jederseits in Form von zwei, oder mehr getrennten, in der Nähe der Kartotiden liegenden Lappen getroffen wird.

Krokodile und Vögel besitzen in der Jugendzeit eine mehrfach gelappte, lang am Hals sich hinziehende, bandartige Thymus, während dieselbe bei den Säugetieren zum größten Teil in den Thorax, dicht hinter das Sternum und in der Regel nur zum kleineren Teil in die Halsgegend zu liegen kommt. Bei jungen Tieren, bezw. bei Embryonen handelt es sich meistens um ein sehr voluminöses Organ, das sich erst später zum Teil rückbildet.

Was die Anlage der Säuger-Thymus anbelangt, so kommen hierbei — und dies gilt wohl für die ganze Amniotenreihe — die drei bis vier vordersten Schlundtaschen in Betracht.

Über die physiologische Bedeutung der Thymus sind bis jetzt die Meinungen noch geteilt, und über die Quelle der in dem Organ sich findenden Leukocyten ist nichts Sicheres bekannt. Jedenfalls stellt die Thymus zu keiner Zeit ein „lymphoides Organ“ dar.

Speiseröhre, Magen- und Darmkanal.

Fische, Dipnoer und Amphibien.

Die Speiseröhre (Ösophagus) der Anamnia ist kurz und in der Regel nicht deutlich vom Magen abgesetzt, doch kommen Ausnahmen vor (viele Teleostier, Siren lacertina).

Man ist gewöhnt, eine zwischen dem Schlund und der Einmündungsstelle des Gallenganges liegende Auftreibung des Tractus intestinalis als „Magen“ zu bezeichnen, allein eine solche Bezeichnung ist nur in den Fällen berechtigt, wo es sich um ein spezifisches Verhalten des betr. Epithels und um das Auftreten von Magendrüsen handelt. Von diesem Gesichtspunkt aus fehlt ein Magen dem Amphioxus, den Cyklostomen, Holocephalen, Dipnoern und gewissen Teleostiern, wie z. B. den Cypri-nidae, gewissen Labridae, Gobiidae, Blenniidae, Syn-gnathus acus und Cobitis fossilis.

Andere Fische (Selachier, Ganoiden, zahlreiche Teleostier) und ebenso die Amphibien besitzen einen wahren Magen, der zugleich durch seine Auftreibung mehr oder wenig deutlich erkennbar ist. Er kann entweder gestreckt oder U-förmig umgebogen sein, so daß die beiden Schenkel (Pars cardiaca und Pars pylorica) einander parallel laufen. Im allgemeinen paßt sich die Magenform derjenigen des Körpers an, und dementsprechend besitzen Rochen und Anuren einen weiteren Magen als die meisten übrigen Fische und Amphibien. Ähnliche Gesichtspunkte gelten auch für die verschieden gestalteten Reptilien. Bei Teleostiern variiert seine Form beträchtlich.

Das Darmrohr ist gerade, oder fast gerade, oder endlich mehr oder weniger gewunden. Im ersteren Fall kann es bei Fischen zur

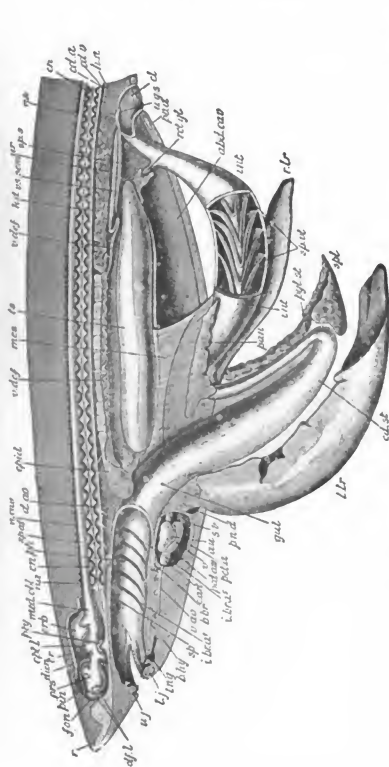


Fig. 922. Schnitt durch den Körper eines Hundshaies. (Scylium canicula) ♂, von der linken Seite gesehen (aus T. J. Parker's Elementary Biology). Die linke Seite ist bis auf das Niveau der Medianlinie entfernt, so daß die Abdominal- (abd.car), Perikardial- (pericard) und Neuralhöhle (n.car) in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar sind. — Die knorpeligen Skeletteile sind punktiert, die verknöcherten Wirbelcentra schwarz. b.br. Basi-Branchiale, b.hy. Basi-Hyale, in die Zunge (tong) eingebettet, cr. Cranium, fon. Fontanelle, h.a. Harnabgänger, l.j. Unterkiefer, n.a. Neuralbogen, p.c.a. Schultergürtel, p.c.a. Beckengürtel, r. Rostrum, v.j. Oberkiefer. — Der Verdauungskanal mit der Leber (l.br, r.br) etc. wurde nach abwärts geschlagen und das Cavum oris et pharyngis (ph), sowie ein Teil des Darms (int) und die Klonke (cl) wurden geschnitten. ed.st. Pars caudalis — und py.at. Pars pylorica des Magens, i.br.a¹ — i.br.a² innere Kiemen-Öffnungen, m.a. Mesenterium, pan. Pankreas, ret.gl. Rectal-Drüse, sp.ad. Spiralklappe des Darms (int), sp. Spiraculum (Spritzloch), spl. Milz. — an. Herzrohr, car. Truncus arteriosus, d.a. dorsal liegender Abschnitt der Aorta, welche in ihrem vorderen Bezirk die Arterine branchiales effert und welche hinten zur Kaudalarterie (cd.a) wird. Ventral von letzterer liegt die Kaudalvene (cd.v), ar. Sinus venosus, v. Ventrikel, v.a. ventral liegender Abschnitt der Aorta mit den Ursprüngen der Arterine branchiales afferentes. — erb. Cerebellum, dien. Zwischenhirn, med.obl. Medulla oblongata, off.l. Lobi olfactorii, opl.l. Lobi optici, pin. Pinealorgan, pra. Vorderhirn, pty. Gl. pituitaria, spe. Rückenmark, cpid. Nebenhoden, kd. linke Niere, p.n.d. rudimentärer Müller'scher Gang, spa. Samen-Sack, u.g.s. Sinus urogenitalis, ur. Nierengang, v.def. Vas deferens, v.a. Vesteula seminalis.

Entwicklung einer mehr oder weniger gut ausgebildeten Spiral-Falte oder -Klappe¹⁾ und dadurch zur Vergrößerung der Resorptionsfläche kommen. (Selachier, Ganoiden, Dipnoer).

¹⁾ Bei gewissen Ganoiden zeigt sich die Spiralklappe bereits rückgebildet und tritt bei einigen Teleosteiern nur noch in Spuren auf.

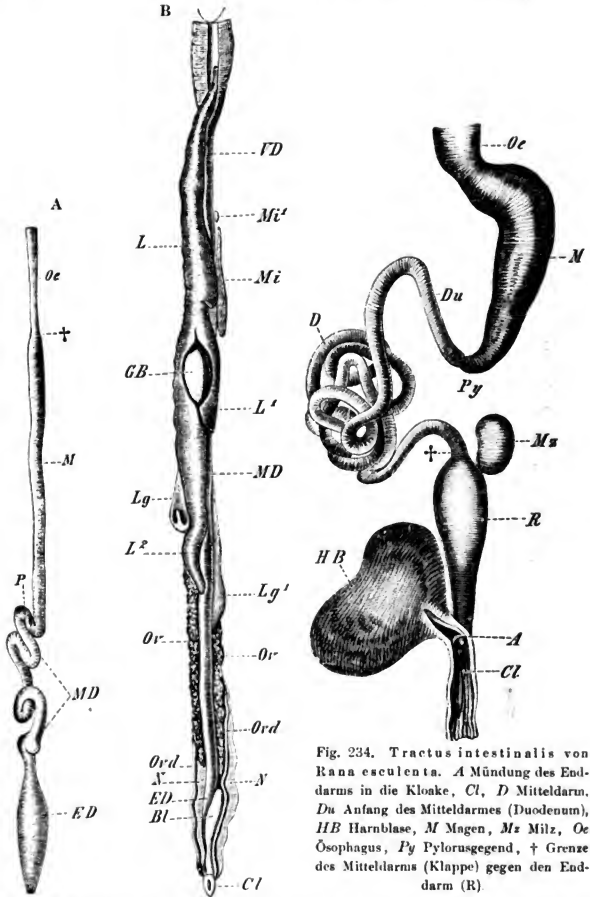


Fig. 233. A Tractus intestinalis von *Siren lacertina*. *ED* Enddarm, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, der sich durch eine Furehe † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, B Situs Viscerum von *Proteus anguineus*. *Bl* Harnblase, *Cl* Kloake, *ED* Enddarm, *L* vorderer, *L'* linker, *L²* hinterer Leberlappen. In einem Ausschnitt von *L* und *L'* liegt die große Gallenblase *GB*, *Lg* rechte, *Lg'* linke Lunge, *MD* Mitteldarm, *Mi*, *Mi'* Milz, *NN* Nieren, *Or*, *Or* Ovarien, *Ocd*, *Ocd* Ovidukte, *VD* Vorderdarm.

Bei Ganoiden und zahlreichen Teleostiern findet sich hinter dem Pylorus eine größere oder kleinere Zahl fingerartiger, oder lap-piger Anhänge (*Appendices pyloricae*), welche an drüsenartige Bildungen erinnern.

Entsprechend dem schlangenartigen, schmalen Körper der Gym-nophionen ist ihr Darmkanal nur schwach gewunden, während derjenige der Anuren zahlreiche Schlingen aufweist. Der Darm der Urodelen, zumal der der Salamandrinen, hält die Mitte zwischen diesen beiden Extremen (Fig. 233, 234).

Die Cyklostomen, Holocephalen, Ganoiden und viele Teleostier besitzen einen selbständigen, vor der Urogenitalöffnung mündenden After; bei allen anderen Fischen, den Dipnoërn, Amphibien, Sauropsiden, Monotremen und Beutlern (weiblichen Geschlechts), sowie endlich bei Nagern öffnet sich der Dickdarm zusammen mit den Urogenitalkanälen in einen gemeinschaftlichen, unter Muskeleinfluß (Sphinkter) stehenden Hohlraum, den man als Kloake bezeichnet. Der Dickdarm (*Rectum*) ist verhältnismäßig kurz, hat einen geraden Verlauf und ist bei Amphibien, und bis zu einem gewissen Grade auch bei manchen Ganoiden und Teleostiern, vom Dünndarm deutlich abgesetzt. An der Grenze zwischen beiden Darmabschnitten existiert oft eine kreisförmige Klappe. Es gibt Fälle, in denen das weit ausgedehnte Rectum sogar den Magen an Volum übertrifft. Ein Auswuchs der ventralen Kloakenwand führt bei Amphibien zur Bildung der Harnblase, von der beim Urogenitalsystem wieder die Rede sein wird.

Bei Selachiern öffnet sich eine fingerförmige Drüse (*Glandula rectalis* s. *Processus digitiformis*) in den vorderen Abschnitt des Rectums, und sie entspricht vielleicht dem Blinddarm (*Coecum*) höherer Formen (Fig. 232). Spuren eines Blinddarmes finden sich bei gewissen Teleostiern; bei Dipnoërn existiert ein blinddarmartiger Anhang der Kloake.

Bei Fischen, welchen eine Kloake fehlt, liegt der Anus vor der Urogenital-Öffnung.

Reptilien.

Entsprechend dem schärfer differenzierten Hals erreicht der Ösophagus der Reptilien eine relativ größere Länge, als bei den Anamnia. Zugleich ist er von dem ungleich weiteren Magen stets deutlich abgesetzt. Letzterer ist gewöhnlich sackförmig, oder schlingenartig gebogen und infolgedessen quergelagert (Schildkröten). Der Magen der Krokodile ist, was die äußeren Formverhältnisse anbelangt, höher spezialisiert, als derjenige der übrigen Reptilien und nähert sich demjenigen der Vögel.

Schlangen, schlangenähnliche Saurier und Amphibänen besitzen einen in der Körperlängsachse liegenden, schlanken, spindelförmigen Magen, und der ganze Vorderdarm ist hier, entsprechend der zu gleicher Zeit massenhaft und unzerkaut eingehenden Nahrung, einer exzessiven Erweiterung fähig. Der Darm liegt nur

1) Der Schlund der Seeschildkröten ist, wie derjenige mancher Vögel, von Hornpapillen ausgekleidet.

in mäßigen Schlingen, während er bei Lacertiliern reicher gewunden ist, ein Verhalten, das sich bei breittrumpfigen Reptilien, wie bei Cheloniern und Krokodilen, noch steigert.

Der in eine Kloake sich öffnende Dickdarm hat einen geraden Verlauf und zeigt häufig eine beträchtliche Ausdehnung.

Von den Reptilien an aufwärts tritt eine in der Regel asymmetrische Aussackung am Beginn des Dickdarmes auf, die man als Blinddarm (*Intestinum caecum*) bezeichnet.

Vögel.

In Anpassung an die Nahrung, an die Lebensweise und an den Mangel eines Gebisses ist es bei Vögeln insofern zu einer Art von Arbeitsteilung gekommen, als der Magen in zwei Abteilungen, in eine

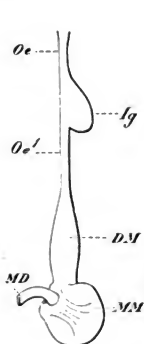


Fig. 235.

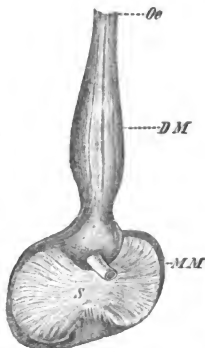


Fig. 236.

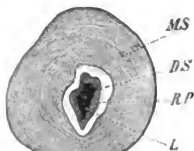


Fig. 237.

Fig. 235. Schematische Darstellung des Vorderdarmes eines Vogels. *DM* Drüsenmagen, *Ig* Inguvia, *MD* Mitteldarm, *MM* Muskelmagen, *Oe*, *Oe'* Ösophagus.

Fig. 236. Muskel- und Drüsenmagen von *Fulicra atra*.

Fig. 237. Durchschnitt durch die seitliche Partie des Muskelmagens vom Auerhahn. *DM* Drüsenmagen, *DS* Drüsenhaut, *L* Lumen des Muskelmagens, nahe seiner lateralen Grenze, *MM* Muskelmagen, *MS* Muskelschicht, *Oe* Ösophagus, *RP* Reibplatte, d. h. erstarrtes Sekret der Drüsenhaut (keratinoide Schicht), *S* Sehnenplatte des Muskelmagens.

vordere und eine hintere, zerfällt¹⁾. Nur die vordere Abteilung (Fig. 235 *DM*), welche ihres großen Drüsenreichtums wegen Drüsenmagen genannt wird, beteiligt sich durch ihr Sekret an dem Chemismus der Verdauung, die hintere Abteilung dagegen (Fig. 235 und 236 *MM*), auf deren Innenfläche sich eine aus erstarrtem Drüsensekret bestehende

¹⁾ Auch in der Reihe der Fische und Reptilien sieht man da und dort schon Differenzierungen des Magens, sowohl was die äußere Form, als die inneren Verhältnisse (Schleimhaut) betrifft, sich anbahnen.

keratinoide Schicht befindet, wirkt nur in mechanischem Sinn und besitzt dementsprechend eine ungemein dicke, mit zwei sehnigen Scheiben versehene, muskulöse Wandung. Aus diesem Grunde spricht man hier vom sogenannten Muskelmagen, und es läßt sich konstatieren, daß seine Entwicklung in gerader Proportion steht zu dem Konsistenzgrad der zu bewältigenden Nahrung. Bei Körnerfressern werden wir also die stärksten Muskellagen und auf der Innenfläche die dickste keratinoide Schicht erwarten dürfen, während durch die Reihe der Insektenfresser hindurch bis zu den Raubvögeln eine kontinuierliche Abnahme dieses Verhaltens zu bemerken ist, wobei sich die oben erwähnte Arbeitsteilung in immer geringerem Grade bemerklich macht. So läßt sich noch in der Reihe der heutigen Vögel der Weg verfolgen, den die Differenzierung des Organes in der Phylogenese eingeschlagen hat.

Schließlich sei noch jenes Organ des Vogelschlundes erwähnt, das man als Kropf (*Ingluvies*) bezeichnet, und das entweder eine örtliche Erweiterung des gesamten Schlundes, oder nur eine ventrale Ausbuchtung desselben darstellt. Es handelt sich dabei entweder nur um ein Futter-Reservoir, oder es kann auch die Schleimhaut durch ihren Drüsenreichtum mit einer spezifischen (chemischen) Aufgabe betraut sein.

Der Dünndarm ist in der Regel von beträchtlicher Länge und bildet mehr oder weniger zahlreiche Schlingen; es bestehen jedoch sowohl nach Ausdehnung als nach Form und Volumen die allergrößten Verschiedenheiten.

Der Dickdarm öffnet sich in eine Kloake und variiert hinsichtlich seines Durchmessers. Das Coecum ist in der Regel paarig und kann eine enorme Länge erreichen (*Lamellirostres*, *Rasores*, *Ratitae*). Andererseits aber kommen alle möglichen Zwischenstufen bis zum völligen Verschwinden vor¹⁾.

Säuger.

Wie bei Vögeln, so ist auch bei Säugetieren der Ösophagus scharf vom Magen abgesetzt. Seine Muskeln sind auf eine größere oder geringere Strecke quergestreift, und zwar ist die quergestreifte Muskulatur vom Pharynx aus auf den Ösophagus fortgesetzt zu denken.

In Anpassung an sehr verschiedene Nahrungsverhältnisse zeigt der Magen viel zahlreichere Modifikationen, als bei irgend einer anderen Wirbeltier-Klasse. In der Regel nimmt er eine mehr oder weniger quere Lage ein und ist sackförmig, wobei die mit dem Ösophagus in Verbindung stehende *Pars cardiaca*, sowie der nach links schauende *Fundus* meistens weiter, aber auch dünnwandiger sind, als die mit dem Duodenum kommunizierende *Pars pylorica*.

1) Den Vögeln eigentümlich ist die sogenannte *Bursa Fabricii*. Sie ist ektodermaler Abkunft und stellt ein, aus solider, epithelialer Anlage hervorgehendes, später aber zu einer Blase sich aushöhlendes, kleines Gebilde dar, welches frei in der Beckenhöhle zwischen Wirbelsäule und dem hintersten Teile des Enddarmes liegt. Es stößt nach hinten an den tiefsten Teil der Kloake, in die es unterhalb der Urogenitalöffnungen ausmündet.

Von dem in physiologischer Beziehung noch ganz dunklen Organ erhalten sich bei einigen Vogelarten mehr oder weniger deutliche Reste auch im erwachsenen Zustande.

Auf Grund dieser drei verschiedenen Zonen kann man am Säugetiermagen im allgemeinen eine Kardial-, Fundus- und Pylorus-

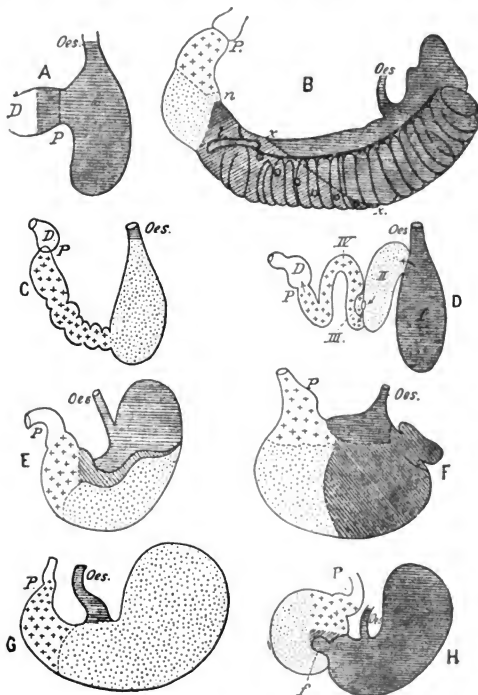


Fig. 238. Schematische Darstellung des Magens verschiedener Säugetiere mit den verschiedenen Regionen. Nach A. Oppel. A *Ornithorhynchus anatinus*, B *Känguruh* (*Dorcopsis luctuosa*), C *Zahnwal* (*Ziphius*), D *Phocaena communis*, E *Pferd*, F *Schwein*, G *Hase*, H *Hamster* (*Cricetus frumentarius*). Die ösophageale, durch ein geschichtetes Epithelium charakterisierte Region ist durch quere, die durch *Glandulae cardiae* ausgezeichnete Partie durch schräge Linien angedeutet. Die Zone der Fundusdrüsen ist punktiert und diejenige der Pylorus-Drüsen trägt kleine Kreuzchen (+ + +). D Duodenum, Oe Ösophagus, P Pylorus, I–IV (in D) die vier Magen-Kammern, l (in B) lymphoides Gewebe. x–x (in B) (Grenzlinie zwischen der *Regio oesophagica* und *Regio cardiaca*, f (in H) Grenzfolde der *Regio oesophagica*.

drüsenzzone mit je einem verschiedenen Drüsencharakter unterscheiden. Bei den Kardialdrüsen handelt es sich um Drüsen mit

zylindrischem Epithel (Eiweißdrüsen), bei der Fundusregion um Pepsindrüsen mit Haupt- und Belegzellen, welche eine große Verbreitung besitzen und sich auch auf die Kardialzone ausdehnen können. Die Drüsen der Regio pylorica besitzen keine Haupt- und Belegzellen; sie gehören mehr zu den Schleimdrüsen¹⁾.

Bei Pflanzenfressern ist der Magen in der Regel voluminöser und komplizierter als bei Fleischfressern (Fig. 238, 239) und zerfällt häufig in zwei oder mehr Unterabteilungen, Kammern oder Aus-

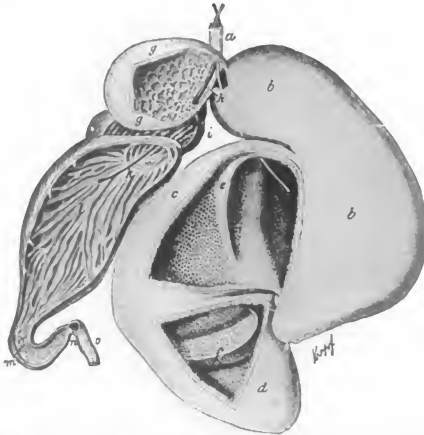


Fig. 239. Magen des Schafes. (Aus A. Oppel. Nach Carus und Otto.) a Ösophagus, b, c, d Unterabteilungen des Pansen, welche durch die Falten e und f voneinander abgetrennt werden, g Haube, h Schlundrinne, i Blättermagen, k Öffnung, welche vom Blättermagen in den Labmagen (l, m) führt, n Valvula pylorica, o Duodenum.

sackungen. Solche kann man bei *Bradypus*, manchen Nagern (Muriden) und beim Pferd in der Regio cardiaca und pylorica unterscheiden, während bei herbivoren Beutlern und Ungulaten zahlreiche Zwischenstufen zwischen einfachen und außerordentlich komplizierten Magenformen existieren. Letzteres gilt in erster Linie für die typischen Wiederkäuer, bei welchen (Fig. 239) der Magen in folgende vier Abteilungen zerfällt: Rumen oder Pansen, Reticulum oder Haube, Omasus oder Blättermagen und Abomasus oder Labmagen.

¹⁾ Auf Grund der oben gegebenen Definition fehlt ein wahrer Magen den Monotremen (Fig. 238 A). Der bisher als solcher bezeichnete weite Sack ist durchaus drüsenlos und allerorts von einem geschichteten Epithelium ausgekleidet, ein Verhalten, das zweifellos sekundär, und zwar im Sinn einer Degeneration, aufzufassen ist. Unter den Edentaten begegnet man einer ähnlichen Eigentümlichkeit bei *Manis javanica*.

Die beiden ersten, also Pansen und Haube, gehören morphologisch nahe zusammen und dienen nur als einfache Behälter, aus welchen die Nahrung wieder in die Mundhöhle emporsteigt, um hier noch einmal ausgespeichelt und durchgekaut zu werden. Ist das geschehen, so gelangt sie in den Omasus¹⁾ und von hier aus endlich in den Abomasus, welcher letzterer allein mit Labdrüsen und Pylorusdrüsen ausgestattet und als Verdauungsmagen anzusehen ist. Von der Einmündungsstelle des Ösophagus in den Pansen zieht eine durch zwei Schleimhautfalten begrenzte Rinne (Schlundrinne) bis an die Öffnung der zweiten Hauptabteilung (Mittelmagen). Nachdem der Nahrungsbrei regurgitiert ist und dann zum zweitenmal durch den Ösophagus hinabgoleitet, schließen sich jetzt die beiden Lippen der Schlundrinne, und dadurch wird das Futter direkt in den Mittelmagen (Omasus) geleitet.

Im Gegensatz zum Abomasus sind die drei erstgenannten Magenabteilungen ösophagealen Charakters ganz, oder fast drüsenlos und sind, wie der Schlund, von Plattenepithel ausgekleidet. Sie dienen nur als einfache Behälter und als Durchfeuchtungsapparate der eingebrachten Nahrung, was nicht ausschließt, daß dabei auch der chemische Einfluß des Speichels noch in Betracht kommt.

Der komplizierte und hochdifferenzierte Wiederkäuermagen, wie er im Vorstehenden geschildert worden ist, ist, wie dies auch für den Magen der Wältiere gilt, von einem einfachen, schlauchförmigen Magen der gut bezahnten Urform der Cetaceen herzuleiten. Mit andern Worten: die Erwerbung des zusammengesetzten Magens ist die Folge der veränderten Kaufunktion, die endlich ganz einging. Hierdurch wurde die sonst der Kaufunktion zufallende, mechanische Zerkleinerung der Nahrung durch längeren Verbleib derselben in der verdauenden Magenabteilung kompensiert.

Der gewundene Dünndarm der Mammalier ist gewöhnlich lang und variiert bezüglich seiner Ausdehnung und seines Durchmessers mehr bei domestizierten, als bei wilden Formen. Der Anfangsteil bildet häufig eine Schlinge (Duodenalschlinge). Auch der Dickdarm ist meistens von beträchtlicher Länge und zeigt eine wechselnde Zahl von Schlingen. Sein Durchmesser ist ungleich größer, als derjenige des Dünndarmes, und er ist von letzterem stets deutlich abgesetzt. Beide unterscheiden sich auch dadurch voneinander, daß der Dickdarm Aussackungen (Haustra) erzeugt, während die Wandungen des Dünndarmes gleichmäßig entwickelt sind.

Nur der hintere, in die Beckenhöhle sich einsenkende, muskelstarke Abschnitt des Dickdarmes (Rectum) entspricht dem Dickdarm der niederen Vertebraten; der übrige, viel größere Teil ist als eine erst in der Reihe der Säugetiere gemachte Erwerbung aufzufassen und heißt Kolon. An letzterem läßt sich, wie dies aus der menschlichen Anatomie bekannt ist, bei der Mehrzahl der Karnivoren, Nager, bei den Bartenwalen, fast allen Prosimiern und Affen eine aufsteigende Partie unterscheiden. In anderen Fällen kommt es zu den mannigfachsten Schlingenbildungen, spiralförmigen Aufrollungen etc.

¹⁾ Der Omasus ist phylogenetisch und ontogenetisch als jüngstes Differenzierungsprodukt bei der allmählichen Herausbildung des Wiederkäuermagens zu betrachten.

(Ruminantia), so daß der Enddarm den Mitteldarm an Länge weit übertreffen kann.

Der in weitester Verbreitung vorkommende Blinddarm (das Auftreten von zwei Coeca ist selten) unterliegt, je nach der Art der Nahrung, auch bei den Säugern, den allergrößten Schwankungen nach Form und Größe. So ist er sehr klein, oder kann auch ganz fehlen bei Edentaten (Manidae, Bradypodae), vielen Karnivoren, fast allen Zahnwalen, den meisten Insektivoren und Chiropteren. Bei Herbivoren übertrifft er zuweilen sogar den ganzen Körper an Länge. Zwischen ihm und dem übrigen Dickdarm, von dem er durch eine Falte, die aber nicht mit der Valvula ileocolica des Menschen verwechselt werden darf, abgesetzt sein kann, besteht ein gewisses kompensatorisches Verhältnis. In manchen Fällen (einige Nager, anthropoide Affen, Mensch) tritt bei einem Teile des Blinddarmes im Laufe der individuellen Entwicklung eine Verkümmern ein, so daß man von einem wurmförmigen Fortsatze (**Processus vermiformis**) sprechen kann. Diese Tatsache weist auf den früheren Besitz eines längeren Darmrohres zurück.

Allein die Monotremen unter allen Säugetieren haben eine typische Kloake, und darauf deutet ja auch schon der Name dieser Tiergruppe hin. Übrigens werden auch noch bei weiblichen Marsupialiern, Nagern und Insektivoren der Anus und die Urogenitalöffnungen von einem gemeinsamen Sphinkter umgeben. Bei allen übrigen Mammalia sind diese Öffnungen voneinander getrennt (vergl. das Kapitel über die Muskulatur und die Geschlechtsorgane).

Histologie der Darmschleimhaut.

Das den Tractus intestinalis der Vertebraten auskleidende Epithelium ist, abgesehen von der durch geschichtetes Pflasterepithel charakterisierten Mund- und Kloakenhöhle, ursprünglich, d. h. phylogenetisch, aus amöboiden Zellen, resp. aus Flimmerzellen hervorgegangen zu denken. In manchen Fällen läßt sich dies auch noch ontogenetisch nachweisen, und bei Amphioxus, sowie bei Protopterus persistiert das Flimmerepithel das ganze Leben hindurch. Bei Ammocoetes gilt dies wenigstens bis zur Zeit der Metamorphose. Der erwachsene Petromyzon, viele andere Fische und Amphibien besitzen das Flimmerepithel konstant nur noch in gewissen Abschnitten des Darmkanales. Bei den höheren Vertebraten tritt dasselbe in nachembryonaler Zeit nur noch ausnahmsweise auf. An seiner Stelle trifft man mit großer Regelmäßigkeit ein gewöhnliches Zylinderepithel, dessen Randsaum gestrichelt zu sein pflegt. Mit Recht wird diese Strichelung im Sinne einer letzten Andeutung des früheren Flimmerkleides aufgefaßt, ja bei einigen niederen Vertebraten (Selachier, Proteus, Salamanderlarven) kann man sogar noch eine aktive, amöboide Bewegung der einzelnen Epithelzellen nachweisen. Diese aktive Beteiligung der Zelle am Resorptionsprozeß ist als ein altes Erbstück von primitiven, wirbellosen Tieren her zu betrachten, wo die „intrazelluläre Verdauung“ noch eine sehr große Rolle spielt. Im Gegensatz dazu vollzieht sich bei den Vertebraten, zumal bei den höheren, die Aufnahme der Nahrungsstoffe, nachdem sie, je nach verschiedenen Tiergruppen, eine verschieden

chemische Umänderung erfahren haben, in der Regel ohne sichtbare, formelle, äußerlich erkennbare Veränderung der Gesamtzelle. Weitere Umsetzungen finden dann in der Zelle selbst statt, und erst nach Ablauf dieses Prozesses erscheinen die betreffenden Stoffe resorptionsfähig.

Bei *Amphioxus*, den *Cyklostomen* und *Dipnoërn* hat man sich noch die ganze Darmschleimhaut sezernierend vorzustellen, d. h. jede Epithelzelle stellt eine kleine Drüse für sich dar. Die übrigen Fische, die *Amphibien* und *Reptilien* erreichen bereits eine höhere Stufe, insofern Zellgruppen im Magen zur Bildung von einfachen Schlauchdrüsen zusammentreten, und diese erfahren, wie dies bereits früher geschildert wurde, bei den *Säugetern* noch eine ungleich feinere Differenzierung.

Im Darme der Wirbeltiere, zumal bei den höheren (*Vögel*, *Säuger*), spielen die tubulösen *Glandulae intestinales*

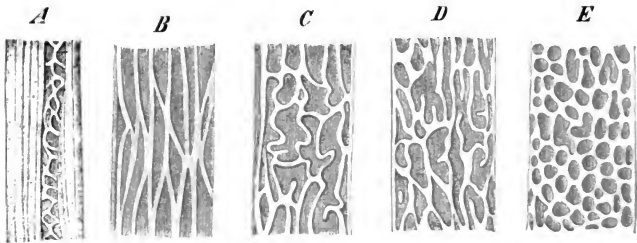


Fig. 240. Halbschematische Flächenschnitte durch Fischdärme zur Demonstration des Überganges der Längsbuchten in ründliche Krypten. Nach Edinger. A von *Petromyzon* mit der deutlich vorspringenden Spiralfalte, B von einem *Selachier*, C–E von verschiedenen *Teleostei*ern.

(Lieberkühn'sche Drüsen) eine große Rolle, und bei den *Säugetieren* treten hier im *Duodenum* auch noch die *Glandulae duodenales* (Brunner'sche Drüsen) auf. Diese entstehen phylogenetisch in engem Anschluß an die *Pylorusdrüsen* des Magens und beschränken sich bei vielen *Säugetieren* auf den Anfangsteil des Darmes, bei anderen aber überschreiten sie die Einmündungsstelle des Gallenganges und breiten sich sekundär nach abwärts im Darne aus.

Eine sehr große Verbreitung im Darne haben die *Schleimzellen*, bezw. *Becherzellen*, sowie auch die *Leukozyten*. Diese häufen sich namentlich in der *Submucosa* an, durchwandern von hier aus die Schleimhaut und gelangen in das Lumen des Darmes. Sie verhalten sich also hier genau so wie bei allen übrigen Schleimhäuten des Körpers, sowie den Wandungen zahlreicher Blutgefäße gegenüber (vergl. das Lymphsystem).

Über die Schichtung der Darmwand habe ich früher bei der Einleitung schon das Nötige berichtet und ich gehe hier nur

noch auf die im Interesse einer Oberflächenvergrößerung auftretende Faltenbildung der Schleimhaut etwas ein.

Verschiedenartig gestaltete Erhebungen der Schleimhaut treten schon bei Selachiern auf; sie lassen sich auch bei den Amphibien und namentlich bei den Anuren nachweisen; zu höherer und reicherer Ausbildung aber gelangen sie erst bei den Mammalia.

Was ihren Bildungsmodus anbelangt, so ist er ein doppelter: 1. entstehen sie aus Faltenbildungen, d. h. aus einer Zerklüftung der Darmoberfläche (Parallele mit der Phylogenese), und 2. in Form kleiner Erhebungen (Fig. 240).

Außer jenen leistenförmigen, oder auch zottigen Auswüchsen der Schleimhaut gibt es bei Ratiten und Säugern auch noch solche, welche in Gestalt von Querfalten in das Darmlumen einspringen (*Plicae circulares* [*Valvulae conniventes* Kerkringi] des Dünndarmes und *Plicae semilunares* des Dickdarmes).

Anhangsorgane des Darmkanals.

Leber.

Die der Nachbarschaft stets genau sich anpassende und den *Tractus intestinalis* namentlich von der Ventralseite her mehr oder weniger weit überlagernde Leber kommt jedem Wirbeltier zu ¹⁾. Sie ist durch eine Bauchfeldduplikatur an der Körperwand befestigt und entwickelt sich nach tubulösem Drüsentypus ²⁾ am Anfangsteil des Mitteldarmes, und zwar von dem intestinalen (entodermalen) Epithel aus, d. h. sie bildet sich mit dem Pankreas, wovon später die Rede sein wird, aus einem und demselben entodermalen Mutterboden. Die Leber ist onto- und phylogenetisch ein älteres Organ als das Pankreas.

Bei Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist sie in der Regel relativ voluminöser, als bei Amnioten, und karnivore Tiere besitzen gewöhnlich eine größere Leber als herbivore.

Von der gemeinsamen tubulösen Grundform hat sich die Leber der Myxinoiden am wenigsten entfernt, während diejenige der Amphibien und Reptilien, zumal aber die der Säugetiere, am weitesten davon abgewichen ist. Als *Causa movens* für alle Abweichungen von dem ursprünglichen, tubulösen Bau ist das Gefäßsystem zu betrachten, das bezüglich seiner Anordnung und Verteilung gerade bei der Leber ein ganz spezifisches Verhalten erkennen läßt. Man kann also für die Leber keine kontinuierliche Entwicklungsreihe statuieren, sondern muß einen divergenten Bildungsmodus annehmen und die Säugetiere von Vorfahren ableiten, die tiefer standen, als die

¹⁾ Es ist sehr wahrscheinlich, daß der kaudalwärts an die letzten Kiemen sich anschließende blindsackartige Auswuchs am Darm von *Amphioxus* im Sinn einer Leberanlage gedeutet werden darf (*Coccum hepaticum*).

²⁾ Weitere Differenzierungsprozesse führen zu einer dendritischen, bzw. netzartigen Anordnung der Sekretkapillaren, doch herrschen hierin große Verschiedenheiten, je nach einzelnen Tiergruppen und Altersstufen.

jetzt lebenden Amphibien. Von diesen Proamphibien führt eine Entwicklungsreihe der Leber zu den Amphibien und Sauropsiden, die andere zu Echidna und den übrigen Säugern.

Die formellen Verschiedenheiten der Leber bei den einzelnen Tiergruppen sind, wie bereits oben angedeutet wurde, durch die äußere Umgebung, d. h. durch die von der engeren oder weiteren Nachbarschaft (Magen, Darm etc.) ausgehenden Einwirkungen bedingt. Es wird sich also in erster Linie um die Raumverhältnisse der Bauchhöhle und deren Organe handeln. Ferner kommen in Betracht die innigen Beziehungen zur Pfortader, sowie zur unteren Hohlvene durch die Venae hepaticae, und endlich ist noch die zur Lappenbildung des Organs in wichtigen Beziehungen stehende Zwerchfellatmung zu erwähnen.

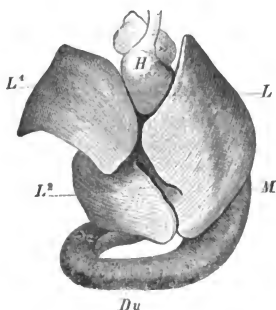


Fig. 241.

Fig. 241. Leber von *Rana esculenta*, von der Ventralseite gesehen. *D* Duodenum, *H* Herz, *L*, *L*¹, *L*² die verschiedenen Leberlappen, *M* Magen.

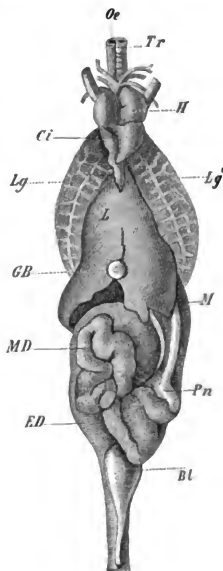


Fig. 242.

Fig. 242. Situs viscerum von *Lacerta agilis*. *Bl* Harnblase, *Ci* Vena cava inferior, *ED* Enddarm, *GB* Gallenblase, *H* Herz, *L* Leber, *Lg*, *Lg*¹ die beiden Lungen mit ihrem Gefäßbündel, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *Oc* Ösophagus, *Pn* Pankreas, *Tr* Trachea.

Die im allgemeinen sehr voluminöse und blutreiche Leberdrüse funktioniert in erster Reihe als gallebereitendes Organ, steht aber auch in anderen wichtigen Beziehungen zum Stoffwechsel (Chemismus des Blutes, Glykogenbereitung, Harnstoff etc.). Mit dem Darmlumen steht sie durch einen oder mehrere Ausführungsgänge (Ductus choledochus s. Ductus hepato-entericus) in Verbindung. Eine Gallenblase (Vesica fellea), welche in morphologischer Hinsicht als ein stark modifizierter, erweiterter Gallengang

zu betrachten ist, kann vorhanden sein oder fehlen; im ersteren Fall ist sie durch einen *Ductus cysticus* mit dem den allergrößten Schwankungen unterliegenden Gallenausführungssystem verbunden.

Bauchspeicheldrüse (Pankreas).

Die Bauchspeicheldrüse ist als die älteste Speicheldrüse der Vertebraten zu betrachten. Sie entwickelt sich im Bereich des Anfangsteiles des Dünndarmes (Duodenum) in der Nachbarschaft der Leber, und zwar in Form verschiedener selbständiger Wucherungszonen des Darmepithels.

Auf Grund der Tatsache, daß dabei verschiedene getrennte Anlagen, nämlich dorsale und ventrale, in Betracht kommen, von welchen diese oder jene schon während der Ontogenese wieder eine Rückbildung erfahren, schwankt die Zahl der späteren Ausführungsgänge. In manchen Fällen kann es auch zu einer Verbindung mit dem *Ductus choledochus* kommen (Fig. 243).

Nach Form und Größe stark variierend, stellt das ausgebildete Pankreas ein bandartig plattes, oder ein mehr oder weniger gelapptes Organ dar, welches seiner größten Ausdehnung nach in der Regel in der Duodenalfalte liegt. In manchen Fällen, wie z. B. bei *Protopterus*, überschreitet es den Darm nicht, sondern bleibt in dessen Wandung eingebettet, und bei *Teleostii* wird es zum Teil von der Leber umschlossen, zum Teil aber stellt es keine kompakte Drüse dar, sondern ist in Form feiner, zwischen den Platten des Mesenteriums eingeschlossener Züge durch die ganze Bauchhöhle verteilt.

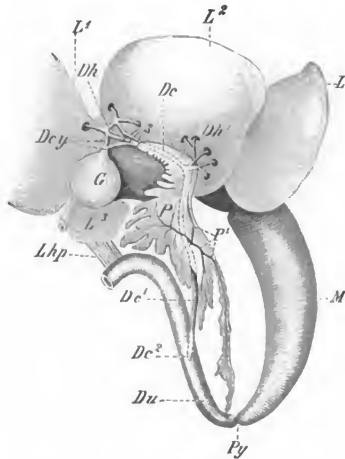


Fig. 243. Pankreas und Gallensystem von *Rana esculenta*. *Dcy* Ductus cystici, welche mit dem Ductus hepatici *Dh* ein Netzwerk formieren, aus dem schließlich drei Sammelgänge (*3*) hervorgehen, welche sich zum Hauptausführungsgang *Dc* vereinigen. Letzterer durchzieht die Substanz des Pankreas (*P*), nimmt bei *Dh'* weitere Ductus hepatici und bei *P'* die Ductus pankreatici auf. Bei *Dc'* verläßt er die Substanz des Pankreas, wird frei und mündet bei *Dc''* in das Duodenum. Letzteres ist durch das Ligamentum hepato-duodenale (*Lhp*) an die Leber (*L''*) befestigt. *G* Gallenblase, *L*—*L''* die verschiedenen Leberlappen gegen den Kopf zurückgeschlagen, so daß ihre dorsale Fläche frei liegt, *M* Magen, *Py* Pylorusgegend.

Eigenartige, in das Pankreas eingesprengte Gebilde stellen die „intertubulären Zellhaufen“ oder „Langerhans'schen Inseln“ dar. Sie besitzen keine Ausführungsgänge und entleeren ihr Sekret wahrscheinlich in die umgebenden Lymph- und Blutgefäße. Zweifellos gehören sie in die Kategorie der „Drüsen mit innerer Sekretion“, von welchen bereits bei der Schilderung des Sympathicus die Rede war.

Rückblick.

Das Darmrohr sämtlicher Wirbeltiere baut sich aus zwei Keimblättern auf: aus dem Entoderm und dem Mesoderm. Ersteres liefert die für den Tractus intestinalis spezifischen Elemente, die sezernierenden und resorbierenden Epithelien der Mucosa und ihrer Derivate (Drüsen), letzteres dagegen die Muskel- und Bindegewebsanlagen samt den Gefäßen. Die Nerven stammen vom sympathischen und cerebrospinalen System, und zwar spielt das letztere eine weit untergeordnetere, im allgemeinen auf die Eingangs- und Ausgangsöffnung, sowie auf den Vorderdarm beschränkte Rolle. In seiner ursprünglichen Form ist das Darmrohr als ein ganz einfacher, in der Längsachse des Körpers verlaufender, durch Peritoneallamellen an der Colomwand aufgehängter Schlauch zu denken, allein es kann, je nach Umständen, zu Schlingenbildungen desselben kommen.

Durch einen, in engstem Connex mit der Natur, der Aufnahme, der Verarbeitung und Ausführung der Nahrung stehenden Differenzierungsprozeß zerfällt der Darm der meisten Wirbeltiere in drei große, äußerlich mehr oder weniger deutlich voneinander abgegrenzte Abschnitte, die man als Vorderdarm, Mittel- und als Enddarm bezeichnet. Innerlich können sie durch klappenartige Bildungen voneinander geschieden sein, und diesen Vorrichtungen kommt die Aufgabe zu, dem Speisebrei nur in einer Richtung das Weiterücken zu gestatten, also eine Rückstauung desselben zu vermeiden, und zweitens, ihn auf eine bestimmte Zeit in einem und demselben Darmabschnitt zurückzuhalten.

Am Eingang zur Mundhöhle finden sich in allgemeinsten Verbreitung Kieferbildungen, viel seltener, wie z. B. bei den Cyklostomen, treten knorpelhäutige Saugringe, oder gar nur elastische Cirrhen auf, wie bei Amphioxus. Fleischige, d. h. muskulöse Lippen sind in der Regel auf die Säugetiere beschränkt, doch sind sie auch hier nicht allgemein verbreitet.

Die Organe der Mundhöhle lassen sich einteilen: in Zähne, Drüsen und in die Zunge. Dazu kommen noch lymphoide Organe, von welchen später die Rede sein wird.

Was die Zähne betrifft, so gehen sie teils aus dem äußeren, teils aus dem mittleren Keimblatte hervor und sind einer formellen Anpassung an die Art der Aufnahme und Bewältigung der Nahrung unterworfen, woraus eine ungemeine Vielgestaltigkeit derselben resultiert. Ebenso finden wir einen auf derselben Ursache basierenden homodonten und heterodonten Zahncharakter, sowie eine Verschiedenheit in der Verbindung der Zähne mit ihrer Unterlage. Während das in der Regel aus einer sehr großen Zahl von Zähnen bestehende Gebiß der Fische, Amphibien und Reptilien einer stetigen Regenera-

tion fähig ist, sehen wir dasjenige der Säugetiere in der genealogischen Entwicklung einer fortschreitenden Reduktion unterworfen, und ferner ist hier der Zahnwechsel mit der zweiten Dentition in der Regel ein für allemal beendet.

Bei den Drüsen der Mundhöhle konnte festgestellt werden, daß sie erst von den höheren Amphibien an, d. h. erst bei Tieren auftreten, welche das Wasserleben aufzugeben im Begriffe stehen.

In ihren ersten Anfängen fast noch indifferent und mit ihrem klebrigen Sekret für die Nahrungsaufnahme nur von mechanischer Bedeutung, erfahren die, zunächst in Anpassung an die Luftatmung auftretenden, drüsigen Organe von Stufe zu Stufe, sowohl in morphologischer, als in physiologisch-chemischer Beziehung, immer höhere Differenzierungen, die von den Reptilien an zur Bildung von eigentlichen Speicheldrüsen führen. Die Speicheldrüsen sämtlicher Amnioten lassen sich ihrer Lage nach in zwei große Hauptgruppen zerfällen. Die eine findet sich am Boden der Mundhöhle, die andere umfaßt die Mundranddrüsen mit ihren Derivaten.

Die ebenfalls aus dem Epithel des primären Vorderdarmes sich entwickelnde Glandula thyreidea und Thymus sind phylogenetisch zum Teil vielleicht auf rudimentäre Kiemenorgane zurückzuführen. Die Schilddrüse, welche in ihrer Stammesgeschichte zunächst ein Drüsen-Stadium mit offenem Ausführungsgang durchlaufen hat, unterlag später einem Funktionswechsel. Die Urgeschichte und physiologische Aufgabe der Thymus ist unbekannt.

Was die Zunge anbelangt, so ist sie bei Fischen und Ichthyoden noch sehr rudimentär und keiner eigenen Bewegung fähig, insofern sie nur einen Schleimhautüberzug der Copularia des Viszeralskelettes darstellt. Die definitive Zunge der Salamandrinen, und ebenso die eine höhere Ausbildung erreichende Zunge der Anuren ist nur zum kleinsten Teil von der Fisch- oder Ichthyodenzunge abzuleiten. Der stark muskulöse, drüsige, weit größere Abschnitt des Organes stellt vielmehr eine erst in der Reihe der Amphibien gemachte, neue Erwerbung dar.

Bei Reptilien und Vögeln komplizieren sich die Entwicklungsvorgänge immer mehr, und die Zunge erfährt, wie dies übrigens auch schon in der Reihe der Amphibien zu beobachten ist, in Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme die mannigfachsten Ausgestaltungen. Unter beharrlich fortschreitender Volumsvermehrung erreicht das Organ bei Säugetieren nach jeder Hinsicht seine vielseitigste Funktionsfähigkeit und damit das Maximum seiner Vollendung. Die an der Unterflache liegenden Sublingua stellt ein altes Erbstück von niederen Vertebraten dar.

Was endlich den Darm selbst betrifft, so bleibt er bei Amphioxus, den Cyklostomen, gewissen Teleostiern, Dipnoern und den niedersten Amphibien (Proteus) insofern auf primitiver Stufe stehen, als er zeit lebens ein in der Körperlängsachse verlaufendes, ganz gerades Rohr darstellt, das entweder gar keine, oder doch nur sehr undeutliche Spuren eines Zerfalles in die obengenannten drei Hauptabschnitte erkennen läßt.

In allen diesen Fällen bildet die Einmündungsstelle des Ductus hepato-entericus, d. h. der embryonale Ausgangspunkt für die Leber-

anlage, den äußerlich allein sicheren Anhaltspunkt für die Grenzbestimmung des Vorder- und Mitteldarmes.

Da nun jene Stelle bei manchen Teleostiern sehr weit vorne, unmittelbar hinter dem Herzen, d. h. da liegt, wo man bei anderen Vertebraten erst den Anfang des Ösophagus erwarten würde, so geht (ganz abgesehen von histologischen Gründen) daraus hervor, daß sich in dem betreffenden Beispiel die morphologischen und physiologischen Begriffe des Magens nicht decken, und daß hier die sonst dem Magen zufallende physiologische Rolle vom Mitteldarme übernommen werden muß (s. später).

Neben diesen Fällen eines ganz gerade verlaufenden Darmrohres finden sich nun schon von den Fischen an die allerverschiedensten Grade von Schlängelungen und Schlingenbildungen des Mitteldarmes (weniger des Enddarmes), welche alle als Anpassungen an die Nahrung, d. h. als sekundäre Erwerbungen aufzufassen sind. Sie können so weit gedeihen, daß der auch in seinen Kaliberverhältnissen stark schwankende Darm, wie z. B. bei vielen Vögeln und pflanzenfressenden Säugetieren, die Körperlänge um ein Vielfaches übertrifft. Dadurch wird eine Vergrößerung der verdauenden Fläche, eine Verlangsamung und infolgedessen eine gesteigerte Resorption des Speisebreies erreicht, lauter Vorteile, die noch durch die mannigfachsten Falten, Papillen, Zotten, Leisten, Ausbuchtungen und Divertikelbildungen der Darmschleimhaut eine Steigerung erfahren. Auch sie haben selbstverständlich ihre Stammesgeschichte und lassen sich zum Teil von ursprünglich nur in der Längsachse des Darmes verlaufenden Falten ableiten. Bei Petromyzonten, Selachiern und Dipnoern erfährt eine solche Längsfalte eine besonders starke Entwicklung; sie nimmt eine Spiraldrehung an, springt weit ins Darmlumen vor und fällt somit unter denselben, bereits oben angedeuteten, physiologischen Gesichtspunkt. Schon in der Reihe der Ganoiden geht die Spiralfalte einer regressiven Metamorphose entgegen und kommt in der Reihe der rezenten Amphibien nicht mehr zur Entwicklung. Endlich gehören noch in dieselbe Kategorie die auf die Teleostier und Ganoiden sich beschränkenden Appendices pyloricae, sowie sämtliche Blinddarmbildungen des Enddarmes, deren erste schwache Spuren wir bei Reptilien nachzuweisen vermochten. Auch sie unterliegen, in Anpassung an die Nahrung, den allermannigfachsten Größe- und Formschwankungen, so daß alle Mittelstufen von einem unscheinbaren, kegelförmigen Anhängsel bis zu Schläuchen beobachtet werden, die an Länge selbst den Hauptdarm übertreffen können. Im allgemeinen besitzen herbivore Tiere längere Coeca, als karnivore, und so weist auch der Processus vermiformis der Primaten neben anderen Merkmalen (Gebiß) auf eine Zeit zurück, wo diese Tiere noch vorwiegend, oder ausschließlich Pflanzenfresser waren und als solche ein längeres Cöcum besaßen, als dies heute der Fall ist.

Kein Abschnitt des ganzen Tractus intestinalis trägt der für den Organismus notwendigen Verarbeitung der Nahrung durch die allerfeinste Anpassung nach Form und Größe so sehr Rechnung, wie der Magen. Während es nämlich bei den niedersten Fischen, wie bei dem Amphioxus und den Cyklostomen, sowie auch bei manchen Knorpelfischen, Dipnoern und vielen Teleostiern noch zu keiner Differenzierung eines Magens im histologisch-physiologischen Sinne kommt, ist derselbe

bei Selachiern und Ganoiden gut ausgeprägt, ja viel besser, als bei den niedersten Amphibien, den Ichthyoden.

Er stellt einen, häufig aus zwei Schenkeln bestehenden, in der Körperlängsachse liegenden Sack dar. Von den ungeschwänzten Amphibien an nimmt er mehr oder weniger eine Querstellung an, richtet sich aber doch formell im allgemeinen nach der Konfiguration des Leibes und der großen Körperhöhlen (Kröten und Schildkröten im Gegensatz zu Schlangen, Amphibänen und fußlosen Sauriern).

Infolge einer immer mehr zunehmenden Entwicklung in die Breite kann man am Magen jetzt eine *Curvatura major* und *minor*, sowie eine scharfe Abgrenzung gegen den Ösophagus (*Pars cardiaca*) und den Anfang des Mitteldarmes (*Pars pylorica*) unterscheiden (Säuger).

Harte oder überhaupt schwer zu bewältigende Nahrung führt bei Vögeln zu einer Differenzierung des Vorderdarmes in drei Abschnitte, die man als Kropf, Drüsenmagen- und als Muskelmagen bezeichnet. Nur die beiden ersten haben eine chemische, der letztere nur eine mechanische Funktion.

Unter denselben Gesichtspunkt fallen jene komplizierten Magenbildungen, wie sie uns bei gewissen Säugern, wie vor allem bei Wiederkäuern, Cetaceen und Huftieren, begegnen. Hier ist es, im Interesse einer möglichst langen Retention des Speisebreies im Magen, zu einer mehr oder weniger fortgeschrittenen Abkammerung desselben in mehrere Abschnitte gekommen. Im Gegensatz zu dieser hohen Differenzierung vermissen wir bei Monotremen und zum Teil auch bei Edentaten einen echten Magen in physiologischem Sinne, eine Tatsache, die als eine regressive Erscheinung zu deuten ist.

Der Enddarm, der bei allen unter den Säugern stehenden Wirbeltieren eine nur unbedeutende Länge besitzt und hier seinen Namen Rektum mit Recht führt, erfährt da und dort, wie namentlich bei Amphibien, eine außerordentlich starke, sackartige Aufblähung. Erst bei Säugern gewinnt er eine längere Ausdehnung, bildet mehr oder weniger Windungen und zeichnet sich dem Mitteldarm gegenüber in der Regel durch eine größere Weite aus. Nur sein hinterstes Ende entspricht dem „Rektum“ der übrigen Vertebraten, während der ganze, weiter nach vorne gelegene Abschnitt als ein neuer, erst in der Reihe der Säugetiere gemachter Erwerb aufzufassen ist.

In histologischer Beziehung kann man an dem Darm sämtlicher Wirbeltiere von außen nach innen eine seröse Außenschicht (Bauchfell), eine doppelte, d. h. eine longitudinale und zirkuläre Muskellage, eine aus adenoidem Gewebe bestehende Submucosa und eine Mucosa unterscheiden. Dazu kommen noch zahlreiche Gefäße und Nerven. Was zunächst die Mucosa betrifft, so haben wir sie uns in ihrer ursprünglichsten Form als aus einem flimmernden Zylinderepithelium bestehend zu denken, das sich, wenn auch oft nur in schwachen Spuren, bis zu den Säugetieren hinauf fortvererbt. Immerhin aber macht es bei weitaus der größten Mehrzahl der Vertebraten in post-fetaler Zeit einem gewöhnlichen Zylinderepithelium Platz. Der Amphioxus-, Ammocoetes- und Protopterus-Darm bewahren das Flimmerkleid in ihrer ganzen Ausdehnung. Bei allen Wirbeltieren aber geht das Darmepithel an den beiden Ostien, am Mund und After, in das Epithel des äußeren Integumentes über.

Die von der Schleimhaut aus gegen die Submucosa hinab sich entwickelnden Drüsen sind vorschlagend tubulös und zeigen im Magen hinsichtlich ihres eigenartigen Zellarakters eine besonders reiche Differenzierung, die in der Reihe der Säugetiere zur Bildung von Fundus-, Pylorus- und Cardiadrüsen führt.

Die Submucosa wird von Lymphbahnen (Chylusgefäßen), sowie von zahlreichen, häufig zu größeren oder kleineren Nestern vereinigten Lymphkörperchen durchsetzt (solitäre Follikel, Peyer'sche Plaques).

Die der Leibesform sich stets genau anpassende, durch das Bauchfell an die Leibeswand befestigte Leber kommt jedem Wirbeltier zu und zeigt außerordentlich viele Variationen nach Zahl und Gestalt der Lappen. Die Entstehung des Organs ist, wie wir oben schon gesehen haben, konstant an den Anfang des Mitteldarmes geknüpft; die späteren, in den Ductus hepato-enterici sich aussprechenden Beziehungen beider sind jedoch mannigfachen, auf Gruppierung und Zahl der Gallenausführungsgänge beruhenden Schwankungen unterworfen. Nicht minder bedeutend sind die, die Form, Größe, An- oder Abwesenheit einer Gallenblase betreffenden Variationen.

Die Leber der Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist im allgemeinen relativ voluminöser, als diejenige der Amnioten. Karnivore Tiere besitzen in der Regel eine größere Leber als herbivore.

Von dem ursprünglich zweilappigen, nach tubulösem Typus gebauten Organ führt je eine phylogenetische Entwicklungsreihe einerseits zu den Amphibien und Sauropsiden, andererseits zu den Säugetieren. Der Anstoß zu den Abweichungen von jenem primitiven Verhalten liegt in dem spezifischen Verhalten der Lebergefäße.

Das stets mit dem Anfang des Mitteldarmes in Verbindung stehende Pankreas, welchem in der ganzen Wirbeltierreihe noch Drüsenelemente mit innerer Sekretion angeschlossen sind, kommt sämtlichen Vertebraten zu. Es unterliegt mehrfachen Schwankungen nach Anlage (ventrales, dorsales Pankreas), Größe und Form und ist entweder nur einfach bandförmig, oder mehrfach gelappt. Häufig verbindet sich sein Ausführungsgang mit dem Ductus hepato-entericus der Leber, oder es existieren mehrfache, selbständige Ausführungsgänge in den Mitteldarm.

G. Atmungsorgane.

Die Atmungsorgane der Wirbeltiere sind in topographischer, sowie in genetischer Beziehung aufs engste an die vordere Partie des Darmrohres geknüpft und zerfallen in **Kiemen** und **Lungen**. In gewissen Fällen, die aber stets als sekundäre Erscheinungen zu betrachten sind, können sich auch die Schwimmblase, sowie die Mund- und Rachenschleimhaut am Atmungsgeschäft beteiligen.

Außer jenen drei Möglichkeiten besteht auch eine Hautatmung, die z. B. bei Amphibien eine große Rolle spielt. Auch der Darmkanal kann am Atmungsgeschäft partizipieren, wie z. B. bei gewissen zur Familie der Welse gehörigen Fischen (*Callichthys*, *Hypostomos*, *Doras* u. a.).

Die Kiemen, als die phyletisch älteren Organe, sind auf die Wasseratmung berechnet und liegen im Bereiche des primären Munddarmes, resp. der Viszeral- oder Kiemenbögen. Die Lungen stellen paarige, sackförmige Ausstülpungen des Vorderdarmes dar, welche in den Leibesraum zu liegen kommen und der Luftatmung dienen.

Beide Apparate können sich bei einem und demselben Tier nebeneinander entwickeln, allein sie treten gewöhnlich nicht gleichzeitig in Funktion und schließen sich in physiologischer Beziehung gegenseitig geradezu aus. Das Ausschlaggebende hierbei sind die Zirkulationsverhältnisse, indem nur dort eine Respiration denkbar ist, wo venöse Blutbahnen mit dem umgebenden Medium derart in Kontakt treten, daß Kohlensäure abgegeben, Sauerstoff aufgenommen und mittelst eines arteriellen Blutstromes dem Körper zugeführt werden kann.

Solange diese Bedingungen für eine Oxydation des Blutes nicht erfüllt sind, solange kann man auch nicht von einem Atmungsorgan reden. Dies gilt z. B. für die sogenannte **Schwimmbase** der Fische, welche, obgleich sie auch, wie die Lunge, als Ausstülpung aus dem Vorderdarm entsteht, doch in der Regel nicht jene Kreislaufverhältnisse aufweist. Sie erhält vielmehr nur arterielles Blut aus der Aorta und gibt venöses Blut an die Venae cardinales, die Lebervene oder an die Pfortader wieder ab; folglich ist sie nur in morphologischem, in der Regel aber nicht in physiologischem Sinne mit einer Lunge zu vergleichen.

I. Kiemen.

Die Kiemenanlagen stellen, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben worden ist, eine Reihe hintereinander liegender, bilateral angeordneter Ausstülpungen des primitiven Vorderdarmes vor, welche im Laufe der Entwicklung durch die äußere Haut durchbrechen. Bei ihrer Genese spielt das Entoderm stets die Hauptrolle, und das Ektoderm kommt nur sekundär in Betracht. Alle Anamnierkiemen sind also Darmkiemen und fallen somit morphologisch unter einen und denselben Gesichtspunkt.

Durch die Bildung der Kiemenspalten ist ein Durchgangsweg für das durch den Mund einströmende Wasser geschaffen, und um den an dasselbe gebundenen Sauerstoff in möglichst ausgiebiger Weise zu absorbieren, macht sich im Bereich jener Öffnungen das Bestreben geltend, blätterige, quasten- oder fadenartige, reich vaskularisierte Fortsätze, d. h. Kiemen, zu entwickeln. Sie zerfallen, je nach ihrer Lage, in innere und äußere Kiemen.

Während nun die Fische zeitlebens funktionierende Kiemen besitzen, gilt dies nur für einen kleinen Teil der Amphibien, nämlich für die Ichthyoden s. Perennibranchiaten; alle übrigen machen nur in ihrer Jugend ein Kiemenstadium durch und werden später lungenatmend, so daß man aus dem Studium dieser einen Tiergruppe ein vortreffliches Bild der phyletischen Entwicklung gewinnt, welche sämtliche höhere Vertebraten einst durchlaufen haben müssen.

Mit der Gruppe der Amphibien, wo sich, wie bei Teleostiern, noch sechs Schlundtaschen anlegen, schließt das Auftreten von funktionierenden Kiemen ein für allemal ab. Welcher mächtigen Faktor aber die Kiemenatmung in der Organisation des Wirbeltierkörpers darstellt, und wie sie sich in Zeiträumen von ungemessener Dauer darin befestigt hat, beweist der Umstand, daß sie bis zu den höchsten Tierformen, d. h. bis zu den Säugern hinauf, im Auftreten von Kiementaschen, beziehungsweise von Kiemenfurchen und Kiemenbögen, sowie in einer bestimmten Anordnung des Gefäßsystems ihren morphologischen Ausdruck findet. Somit können wir mit vollster Sicherheit behaupten, daß auch die Amnioten in ihrer Stammesgeschichte ein Stadium durchlaufen haben müssen, in welchen sie einmal kiemenatmend waren.

Auf den Funktionswechsel, dem das Kiemenskelett nach Ablauf jener Periode teilweise unterlag, habe ich schon früher, im Kapitel über das Kopfskelett und das Gehörorgan, hingewiesen und will hier nur noch betonen, daß sich phylogenetisch und ontogenetisch eine in der Richtung gegen den Kopf fortschreitende Reduktion der Kiemen-Spalten-Bogen und -Gefäße bemerklich macht. Eine sichere Angabe über die ursprüngliche Kiemenzahl der Cranioten ist bis jetzt nicht möglich.

Fische.

Bei *Amphioxus* wird die Kiemenhöhle durch eine Schleimhautfalte „Velum“, in welcher sich ein Muskel entwickelt, von der Mundhöhle abgeschlossen. Die Respirationskammer erstreckt sich, von zahlreichen elastischen, unter der Herrschaft von Muskeln stehenden Stäben von kutikularer Natur gestützt, fast bis zur Mitte des Körpers nach rückwärts. In einer gewissen Entwicklungsperiode münden die Kiemenspalten frei nach außen, später aber werden sie von zwei seitlichen Hautfalten überwachsen, wodurch ein sogenannter Peribranchialraum gebildet wird. Die Zahl der Kiemenspalten beläuft sich bei *Amphioxus* auf 80—100 und mehr. Von hier aus wird das ausgeatmete Wasser weiter nach hinten geführt und aus einer hinter der Körpermitte gelegenen Öffnung, dem sogenannten Porus abdominalis, oder, wie er richtiger heißen würde: Porus branchialis, entleert.

Diese, auf uralte Verhältnisse zurückweisende, auf einen sehr großen Abschnitt des Körpers sich erstreckende Ausdehnung des Kiemenapparates erfährt schon bei den *Cyklostomen* eine bedeutende Einschränkung.

Wir haben zunächst den *Ammocoetes* ins Auge zu fassen.

Hier liegt der Ösophagus in direkter Rückwärtsverlängerung der Kiemenhöhle (Fig. 245 A), und am Eingang zur letzteren befindet sich, ähnlich wie bei *Amphioxus*, eine muskulöse Schleimhautfalte (Fig. 246 V), das sog. Velum oder das Mundsegel. Die bei *Ammocoetes* vorhandenen sieben, mit blattartigen Schleimhautflächen besetzten Kiemenspalten persistieren auch bei *Petromyzon*, allein hier wird der Kiemenkorb nach hinten blindsackartig abgeschlossen, während das Darmrohr, mit der Herausbildung eines

Saugmaules, nach vorne auswächst. Infolgedessen gerät man vom Munddarm aus in zwei Hohlräume, in einen ventral liegenden Kiemensack und in einen dorsal liegenden Ösophagus (Fig. 245 B).

Während bei *Petromyzonten* und *Bdellostoma* die einzelnen Kiemengänge frei nach außen münden, ist dies bei *Myxine* nicht der Fall; hier ist vielmehr, in Anpassung an die parasitäre Lebensweise, insofern eine Modifikation jenes ursprünglichen Verhaltens eingetreten, als die äußeren Kiemengänge zu langen Röhren ausgewachsen sind, welche jederseits zu einem gemeinsamen, langen Gange zusammenfließen. Dieser mündet weit hinten vom Kiemenapparat an der Bauchseite des Tieres aus.

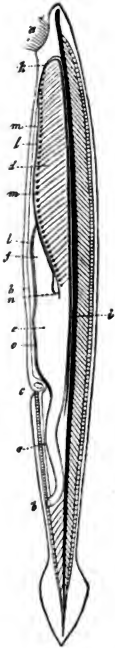


Fig. 244.

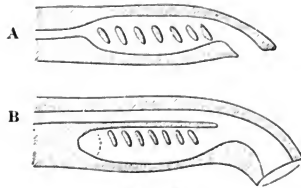


Fig. 245.

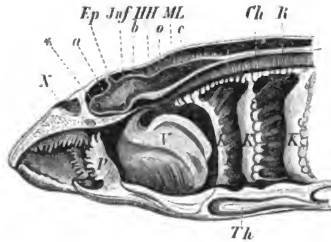


Fig. 246.

Fig. 244. *Amphioxus lanceolatus*, $2\frac{1}{2}$ mal vergrößert. Aus Gegenbaur, nach Quatrefages. a Mundöffnung von Cirrhen umgeben, b Afteröffnung, c Branchialporus, d Kiemensack, e magenartiger Abschnitt des Darmes, f Blindsack, g Enddarm, h allgemeine Leibeshöhle, i Chorda dorsalis, darunter die Aorta, k Aortenbogen, l Aortenherz, m Anschwellung der Kiemenarterien, n Hohlvenenherz, o Pfortaderherz.

Fig. 245. Längsschnitt durch den Kopf von *Ammocoetes* (A) und *Petromyzon* (B). Schema.

Fig. 246. Längsschnitt durch den Kopf von *Ammocoetes*. b, c Hirnhöhle, Ch Chorda dorsalis, Ep Epiphyse, HH Hinterhirn, Inf Infundibulum, K K K die drei vordersten Kiemen, ML Medulla oblongata, N Nasensack, o Subduralraum, P Papillen der Schleimhaut, R Rückenmark, Th Gl. thyroidea (Hypobranchialrinne), V Velum, * Eingang in den Lobus olfactorius von der Höhle (a) des Vorderhirns aus.

Bei **Selachiern**¹⁾ treten die Kiemen in engere Beziehungen zu den Viszeralbögen, d. h. sie sitzen der konvexen Seite derselben in Gestalt von dicht gedrängten, kammartig angeordneten Blättern unmittelbar auf (Fig. 247). Dabei sind sie auf beiden Seiten der die einzelnen Kiementaschen voneinander trennenden Septa der-

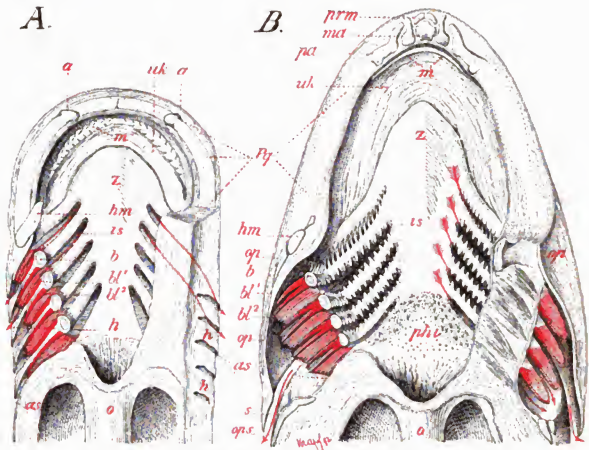


Fig. 247. Schnitt durch den Kopf eines A Haifisches (*Zygaena malleus*) und B eines Teleostiers (*Gadus aeglefinus*) zur Demonstration des Kiemenapparates. In beiden Figuren, auf welchen der Mundhöhlenboden sichtbar ist, sind die Viszeralbögen der linken Seite horizontal durchgeschnitten. (Nach R. Hertwig.) as äußere Kiemenöffnungen, bl¹ vordere und bl² hintere Halbkiele einer Kiementasche, h Kiemenseptum, hm Hyomandibulare, is innere Kiemenöffnungen, m Mundhöhle, ma Maxilla, o Ösophagus, op Kiemendeckel, ops Öffnung des Kiemendeckels, pa Palatinum, phi unterer Schlundknochen (os pharyngenum), Pq Palatoquadratum und a seine Verbindung vorne am Schädel, prrm Zwischenkiefer, s Schultergürtel, uk Unterkiefer, Z Zunge.

art befestigt, daß jedes Septum je eine halbe Kieme an seiner vorderen und hinteren Seite trägt. So besteht also die ganze Kieme je aus einem Kiemenbogen zusammen mit der hinteren Halbkiele der vorderen und der vorderen Halbkiele der nächst hinteren Kiementasche. Die in der Regel in der Fünffzahl auftretenden Kiementaschen münden mit getrennten Öffnungen nach außen²⁾ und nach vorne, nämlich zwischen dem Unterkiefer- und Zungenbeinbogen,

¹⁾ Bei den Embryonen von Selachiern, sowie bei denjenigen gewisser Ganoiden und Teleostier finden sich „äußere“, sehr lange fadenartige Kiemen, die sich weit über den Rumpf nach rückwärts erstrecken.

²⁾ Bei Holocephalen tritt ein die Kiemenöffnungen überlagernder Kiemendeckel auf.

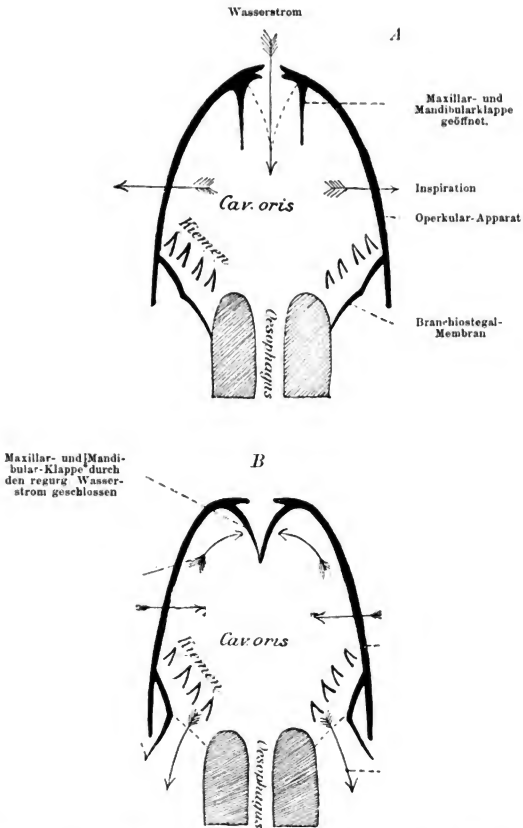


Fig. 248 A und B. Mechanismus der Teleostier-Atmung, schematisch dargestellt nach Dahlgren. A Inspirations-, B Expirations-Phase. Bei beiden Figuren ist der vordere (Mund-) Teil senkrecht, der hintere (Kiemen-) Teil horizontal geschnitten zu denken. Die Pfeile in der Mund- und Kiemengegend deuten die Wasserpressungen, diejenigen, welche quer durch die Außenwände des Cavum oris gelegt sind, die Ausdehnung, resp. Zusammenziehung des Operkularapparates an. Über alles weitere vergl. den Text, sowie die den Figuren eingefügte Bezeichnung.

liegt in der Regel das, eine rudimentäre Kiemenspalte darstellende Spritzloch (Spriraculum).

Bei **Ganoiden** und **Teleostiern**, wo in der Regel vier bis fünf kiementragende Viszeralbogen existieren, gibt es keine abgekannten Kiementaschen mehr. Die kiementragenden Septa sind stark reduziert, so daß die Spitzen der Kiemenblättchen frei liegen.

Man gerät also durch die inneren (pharyngealen) Kiemenspalten, nach außen vordringend, jenseits der Kiemenblättchen in eine gemeinsame Branchialhöhle, welche von dem Kiemendeckel und von der Branchiostegalmembran (vergl. das Kopfskelett) derart überlagert wird, daß nur eine einzige Ausgangsöffnung für die Kiemenhöhle übrig bleibt (Fig. 247 B).

In der Regel haben die **Teleostier**¹⁾ nur vier bis fünf kiementragende, auf den Hyoidbogen folgende Viszeralbögen, und dasselbe gilt auch für alle Ganoiden.

Der Mechanismus der Atmung spielt sich bei Teleostiern in folgender Weise ab:

Die Erweiterung der Mundhöhle vollzieht sich unter Abhebung des Operkularapparates und gleichzeitiger entgegengesetzter Bewegung der Branchiostegalmembran. Dabei weichen die Maxillar- und Mandibularklappen, wie die Flügel einer Klapptüre, durch den Wasserstrom auseinander (Inspiration).

Darauf kommt es unter Zusammenziehung des Operkularapparates zur Verengung der Mundhöhle; das nach vorne regurgitierende Wasser schließt die Maxillar- und Mandibularklappe und strömt durch die gleichzeitig sich abhebende Branchiostegal-Membran, die also gleichfalls klappenartig funktioniert, ab (Fig. 248 A und B).

Die Maxillarklappe hängt als querstehende, aus elastischen und zahlreichen, glatten Muskelementen sich aufbauende Schleimhautfalte vom Dache der Mundhöhle herab, die histologisch gleich gebaute Mandibularklappe erhebt sich vom Boden der Mundhöhle.

Der Mechanismus der Maxillo-Mandibular- und der Branchiostegalklappen entspricht ganz demjenigen der Herzklappen. Der Wasserstrom steht also unter der Herrschaft der wie eine Pumpe gebauten und funktionierenden Mundhöhle.

Ein Spritzloch besitzen folgende Ganoiden: *Acipenser*, *Polyodon* und *Polypterus*. Wie bei vielen Selachiern, so existiert auch bei Knorpelganoiden an der Vorderwand des Spritzloches noch eine rudimentäre Kieme, „Spritzlochkieme“, oder „Pseudobranchie“. Eine ähnliche Bildung kann auch an der unteren und inneren Fläche des Kiemendeckels vorhanden sein („Kiemendeckelkieme“²⁾).

¹⁾ Bei Teleostiern kommt zuweilen eine Reduktion auf drei, ja sogar auf zwei kiementragende Viszeralbögen vor.

²⁾ Bei manchen Teleostiern, zumal bei Schlammbewohnern (manche Siluriden, Clupeiden, Labyrinthbranchia und Characiniden), entwickeln sich im hinteren Bereich der Kiemenhöhle, unter den mannigfachsten Modifikationen des Kiemenskelettes, gewisse Apparate (sackförmige Ausstülpungen, Blätter- und Maschenwerke, Wundernetzbildungen, Fettgewebe etc.) zur Aufnahme von Wasser und Luft. Dieselben gestatten, als accessorische Atmungsorgane fungierend, den betreffenden Fischen wenigstens vorübergehend ein amphibienartiges Leben, d. h. eine temporäre Luftatmung.

Dipnoër.

Protopterus und Lepidosiren atmen während ihres Aufenthaltes im Wasser mit Kiemen, doch bedienen sie sich, indem sie, namentlich bei zeitweiser Verschlechterung des Wassers, an die Oberfläche kommen, nicht selten auch der Lungen. Der im Sommerschlaf¹⁾ befindliche Protopterus atmet ausschließlich mit Lungen. Was den Kiemenapparat betrifft, so ist er deswegen von ganz besonderem Interesse, weil bei Lepidosiren paradoxa während der Larvenperiode, sowie bei Protopterus dauernd, neben den auf den Viszeralbogen sitzenden inneren Kiemen, auch noch „äußere“ Kiemen vorkommen (vergl. das Kopfskelett, sowie Fig. 249 a). Diese liegen

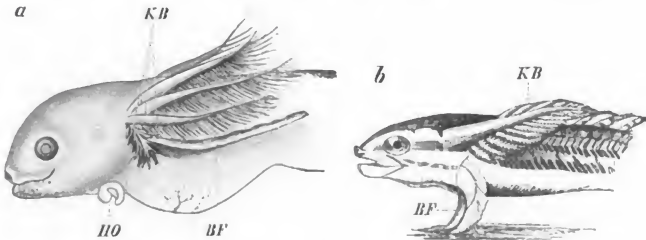


Fig. 249. *a* *Protopterus annectens*, Larve vom 17. Tag, *b* *Polypterus lapradei* Stein. Larve von 1 1/4 engl. Zoll Länge, etwa viermal vergrößert, *c* *Gymnarchus niloticus*. Larve vier Tage nach dem Ausschlüpfen. Von den Figuren, welche beide nach J. S. Budgett gezeichnet sind, ist nur die Kopf- und vordere Rumpfparte dargestellt. BF Brustflosse, DS Dottersack, HO Haftorgan, KB Kiemenbüschel, welche bei *Polypterus* federbartartig dem Hyoid aufsitzen.

bei jungen *Protopterus*-Larven in serialer, kopfschwanzwärts gerichteter Anordnung zu vieren an der obersten Grenze des Dottersackes, und zwar oberhalb des späteren Schulterbogens, sie gehen jedoch bald eine Lageveränderung ein, indem die unterste, am meisten ventral liegende Kieme sich vollkommen zurückbildet, während die drei oberen, welche Gefäße aus dem II., III. und IV. Aortenbogen führen, persistieren, nachdem sie allerdings zuvor eine starke Reduktion erlitten haben.

Ähnlich, wie bei Ganoiden und Teleostiern, findet sich auch bei Dipnoërn nur eine einzige, von einem (allerdings rudimentären) Kiemendeckel überlagerte, äußere Öffnung.

¹⁾ Auch ein zu den Symbranchiden gehöriger Fisch, *Monopterus javanensis*, gräbt sich zu Beginn der Trockenzeit in Feldern ein und hält in Löchern einen mehrere Monate dauernden „Trockenschlaf“. Seine Gefäßverhältnisse erinnern an die der Amphibien; eine große Rolle spielen aber bei der Atmung auch die Darm-, Mund- und Rachenschleimhaut.

Amphibien.

Bei **Urodelenlarven** und **Ichthyoden**, wo sich in der Regel noch fünf Kiementaschen anlegen, von denen aber die hinterste und die vorderste (Hyomandibular- oder Spiracularspalte) nicht mehr zum Durchbruch gelangen, handelt es sich um drei übereinander liegende, von oben nach unten an Größe abnehmende, frei über die äußere Haut hervorragende, bindegewebige, durch keinen Knorpel gestützte Kiemenbüschel. Sie stehen unter der Herrschaft einer komplizierten Muskulatur und sitzen am hintersten (äußersten) Ende der drei vordersten Kiemenbogen. An

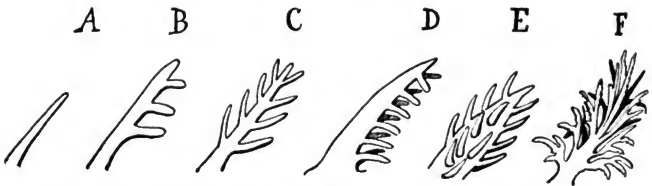


Fig. 250. Entwicklung (phylogenetisch und z. T. ontogenetisch) der Amphibienkieme. Zum größten Teil nach P. Clemens. A Primitive, stabförmige, unverzweigte Ausgangsform, ontogenetisch noch bei allen Kiemen angedeutet und bei gewissen Anuren persistierend (z. B. bei *Dactylethra*). B—E Verzweigte Kiemen. B Äste, nur auf einer Seite ansitzend (Geweihform der Anuren-Kieme). C Äste auf beiden Seiten ansitzend (Fiederform der Derotremen- und ursprünglichen Gymnophionienkieme. Ontogenetische Stufe der Salamandridenkieme). D Bildung eines keilförmigen, unverzweigten Kiemenkörpers, an dessen unteren Kanten, ursprünglich je in einer Reihe, sich die Kiemenfäden ansetzen (Entwicklungsstufe der meisten Urodelen). E Blattförmiger Kiemenkörper (unverzweigt). Die Kiemenfäden vermehren sich, werden vierreihig und besetzen nun nicht nur die Kanten, sondern auch die Flächen des Kiemenkörpers (*Axolotl*, *Menobranchus*). F Kiemenkörper verzweigt (*Proteus*, *Siren lacertina*).

jedem Kiemenbüschel unterscheidet man einen Hauptstrahl, welcher verschiedene Äste oder Nebenzweige trägt. Bemerkenswert ist, daß die Anuren primitivere, wahrscheinlich schon von den Ur-Amphibien her ererbte Verhältnisse bewahrt haben, als die Urodelen, welche zu komplizierteren Bildungen fortgeschritten sind. Hier begegnet man bald mehr oder weniger reichlichen, blätter-, quasten- und fransenförmigen Bildungen, welche dem Hauptstrahl aufsitzen, oder man trifft baumartige Verzweigungen, kurz, es existieren die mannigfaltigsten, von der einfachen, stabförmigen Urform sich weit entfernenden und auf eine stetige Vergrößerung der Respirationsfläche berechneten Einrichtungen¹⁾.

¹⁾ Die äußeren Kiemen der Amphibien können den allerverschiedensten Formänderungen unterliegen, wobei Anpassungserscheinungen eine große Rolle spielen. Eine außerordentliche, auf 5—6 cm sich erstreckende Ausdehnung erreichen sie bei der Larve der viviparen *Salamandra atra* (vergl. das Kapitel über die Beziehungen von Mutter und Frucht). Von ähnlichem, ebenfalls gefiedertem Charakter erscheinen sie bei gewissen Gymnophionen, wie z. B. bei *Epicrion glutinosum*; bei anderen

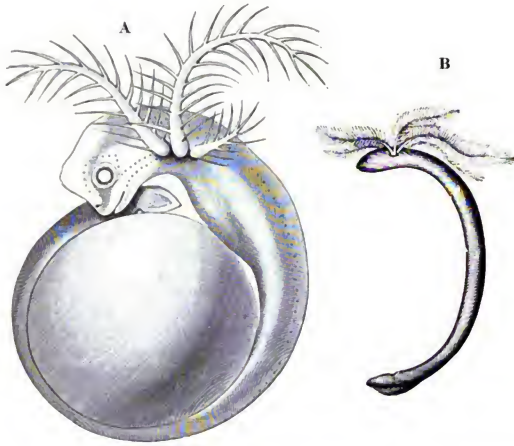


Fig. 251 A und B. Äußere Kiemen der Larve von *Epicrium glutinosum*.
Nach Sarasin.

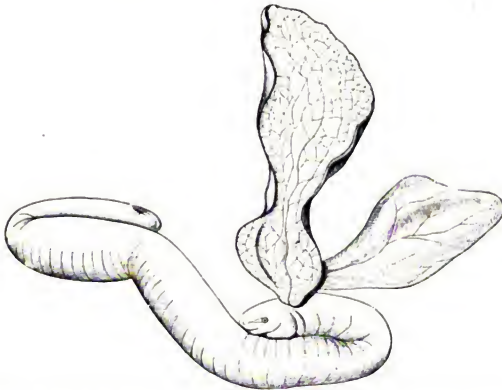


Fig. 252. Äußere Kiemen der Larve von *Coecilia compressicauda*. Nach
Sarasin.

Die bei **Anuren** anfangs vorhandenen äußeren Kiemen schwinden schon nach kurzem Bestand und machen inneren, anders (baumförmig) gestalteten, Platz.

Wie bei Salamanderlarven und beim Axolotl, so kann man auch im Jugendstadium der Anuren von einer Kiemendeckel- oder Opercularfalte reden, welche jene äußeren Kiemen teilweise überwächst, während gleichzeitig die oben erwähnten inneren Kiemen an den Branchialbogen hervorsproßen. Nie kommt es aber dabei zu einem knorpeligen, oder gar knöchernen Stützskelett derselben; es handelt sich vielmehr stets nur um Bindegewebe, welches von der äußeren Haut einen Überzug erhält¹⁾.

Später rückt dann die äußere Respirationsöffnung immer weiter ventralwärts, um hier in der Medianlinie (Bufo, Bombinator) oder seitlich davon (Rana) mit derjenigen der anderen Seite zu konfluieren.

Abgesehen von den Perennibranchiaten (Ichthyoden) verschwinden bei den Amphibien die Kiemen nach der Metamorphose, und nur bei den Derotremen persistiert die Kiemenöffnung zwischen dem III. und IV. Branchialbogen. Bei den übrigen Amphibien wird sie von der Haut der Opercularfalte überwachsen, und damit ist der Anstoß zu veränderten Kreislaufverhältnissen gegeben, wie sie beim Blutgefäß-System zur Erörterung kommen werden.

II. Schwimmlase und Lungen.

1. Die Schwimmlase.

Schwimmlase und Lungen verfolgen, wie oben schon erwähnt, in ihrer ersten Anlage (als Derivate des Kopfdarmes) prinzipiell denselben Entwicklungsplan und weichen nur insofern voneinander ab, als die Lungen ausnahmslos aus der ventralen Seite des primären Vorderdarmes hervorstechen, während dies bei der Schwimmlase nur ausnahmsweise der Fall ist (Polypterus, Calamoichthys).

Der Versuch, beide Organe miteinander in phylogenetische Verbindung zu bringen, hat zur Aufstellung einer ganzen Reihe von Hypothesen geführt, von welchen aber bis jetzt noch keine einzige ein vollkommen befriedigendes Resultat ergeben hat.

Die Abgangsstelle der Schwimmlase von der dorsalen Wand des Vorderdarmes liegt bei verschiedenen Fischgruppen verschieden weit vorne oder hinten, und der Verbindungsgang (Ductus pneumaticus) kann, wie z. B. bei allen Ganoiden und vielen Teleostiern (Physostomen), zeitlebens offen bleiben, oder er kann, wie bei anderen Teleostiern (Aphysostomi oder Physoklisten), später

dagegen, wie bei *Coeilia compressicauda*, kommt es zur Entwicklung von zwei, hinter dem Kopf hervorstehenden großen Lappen, auf denen sich die Gefäße verzweigen und die wohl in ihrer natürlichen Lage den Körper der Larve mantelartig umhüllen (Fig. 251, 252).

¹⁾ Auch bei Anuren finden sich interessante Umgestaltungen der ursprünglichen Kiemenformen. So kommt es z. B. bei *Notodelphys* (*Nototrema*) zur Entwicklung von glockenförmigen, reich vaskularisierten Kiemen, welche durch einen hohlen Stiel mit den Kiemenbogen in Verbindung stehen, den in der Rückentasche des Muttertieres liegenden Embryo mantelartig umhüllen und zugleich auch mit der mütterlichen Haut in direkte Berührung treten.

obliterieren und zu einem bindegewebigen, soliden Strang werden. Im letzteren Fall wird es sich selbstverständlich um keine von außen eindringende Luft, sondern um eine, von der Schwimmlasenwand selbst ausgehende Gasausscheidung handeln. Die Möglichkeit für letztere ist durch den die Schwimmlasenwand charakterisierenden großen Blutreichtum (*Retia mirabilia*) gegeben. Auch drüsige Organe („Gasdrüse“) sind nachgewiesen.

Die Schwimmlase¹⁾ besitzt eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit und Veränderlichkeit in allen ihren Teilen, sowie in den Beziehungen zu ihrer Umgebung, zum Darm, zum Gefäßapparat und zum Skelett. Sie liegt in der Regel retroperitoneal, dorsalwärts im Leibesraum, zwischen Wirbelsäule (resp. Aorta und Urogenitalapparat) und Darmkanal; sie stellt einen, häufig der ganzen Leibeshöhle an Länge gleichkommenden, in der Regel unpaaren oder (seltener) paarigen, mit bindegewebigen, elastischen und muskulösen Wänden versehenen Sack dar.

Beide Hälften können symmetrisch oder asymmetrisch entwickelt sein, und wieder in anderen Fällen (gewisse Teleostier) zerfällt das unpaare Organ durch Einschnürungen in mehrere, hintereinander liegende Abteilungen; endlich kann es da und dort zu blinddarmähnlichen, mehr oder weniger zahlreichen Aussackungen kommen.

Die Innenfläche ist entweder glatt, oder durch ein einspringendes, gröberes oder feineres Balkensystem maschig, schwammartig. Man wird dadurch unwillkürlich an die Lunge der Dipnoer und Amphibien erinnert.

Die Aufgabe der Schwimmlase besteht in der Regel darin, einen hydrostatischen Apparat zu bilden, der dem betreffenden Fisch das Steigen und Sinken im Wasser erleichtert. Immerhin vermag sie in seltenen Fällen auch als Respirationsapparat zu fungieren, wie z. B. bei *Lepidosteus*, *Amia* und bei gewissen Knochenfischen.

Auf die Beziehungen zwischen der Schwimmlase und dem Gehörorgan wurde schon früher hingewiesen.

2. Die Lungen.

Die Lungen entwickeln sich an der hinteren Grenze jener taschenförmigen Ausstülpungen, die wir schon früher als Kiemen- oder Schlundspalten kennen gelernt haben. Ihre Phylogenese ist dunkel, und die Frage, ob sie aus dem Kiemengebiet stammen, bzw. ob sie von den Schlundtaschen abgeleitet werden können, ist bis jetzt noch nicht gelöst. Viel Wahrscheinlichkeit besitzt diese Hypothese nicht.

Der Vorderdarm geht bei der ersten Anlage der Lunge unmittelbar über den fünften, resp. sechsten Aortenbogen, in eine seitlich komprimierte Gestalt über und wird durch eine von rechts und links her einspringende Längsfalte in eine dorsale und ventrale Partie geteilt.

1) *Amphioxus*, *Cyclostomen* und *Selachier* besitzen keine Schwimmlase.

Die ventrale Partie treibt am hinteren (kaudalen) Ende eine sackförmige, unpaare Ausstülpung hervor, welche anfangs noch durch eine weite Mündung mit dem Darmlumen in Verbindung steht.

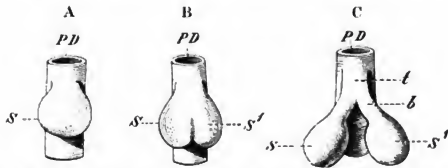


Fig. 253 A, B, C. Schematische Darstellung der Lungenentwicklung. *b* Bronchus, *PD* Primitives Darmrohr, *S*, *S'* das anfangs unpaare, später aber paarig werdende Lungsäckchen, *t* Trachea.

Bald zerfällt dieses primitive Lungsäckchen durch eine Längsfurche in zwei Seitenhälften, welche in der Richtung von unten nach

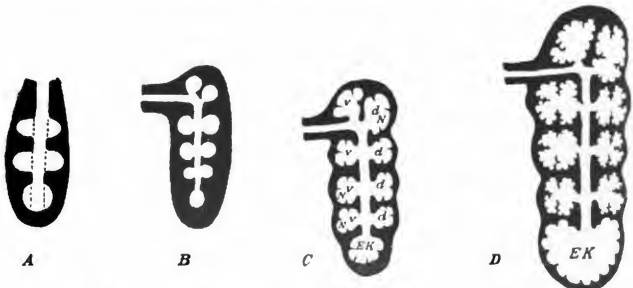


Fig. 254. A Schema des Knospungsprozesses der Lunge, bei dem der intrapulmonale Bronchus in bronchifugaler Richtung Sprossen in die Lungenwand treibt. B Schema zur Bildung der Lunge, von *Emys*. Der intrapulmonale Bronchus, ein noch enges, die ganze Lunge durchziehendes Rohr, hat eine Anzahl Knospen, die primären Lungenbläschen in die dicke Lungenwand getrieben. Letztere haben sich in Fig. C unter starker Verdünnung der Lungenwand zu Kammern entwickelt, von denen vier dorsale (*d*) und vier ventrale (*v*) sichtbar sind. Der Bronchus selbst hat sich erweitert, und sein Ende ist zur Endkammer geworden (*EK*). Die Kammern haben ihrerseits wieder Knospen getrieben, die Anlagen der Nischen (*N*). Fig. D zeigt die Verhältnisse der ausgewachsenen Lunge. Die Kammern sind zu großen, weiten Hohlräumen geworden und bleiben nur durch dünne, schlanke Septen voneinander getrennt, welche nichts anderes sind, als die zwischen ihnen übrig gebliebenen Wandteile. Die nischenartigen Ausbuchtungen (die Knospen II. Ordnung von Fig. C haben in Fig. D wieder Knospen III. Ordnung getrieben, welche zu den Krypten wurden. Die Endkammer (*EK*) hat sich stark erweitert. Alle Figuren nach Fanny Moser.

oben, d. h. oralwärts, immer freier werden und sich vom Darmrohr allmählich emanzipieren (Fig. 253 A, B, C). In einem weiteren Entwicklungsstadium kann man nun jederseits einen eigentlichen

Lungensack, sowie ein röhrenförmiges Ansatzstück, den primitiven **Bronchus** unterscheiden; beide Bronchen zusammen gehen oralwärts in die noch kurze **Trachea** (Lufttröhre) über. Am oberen Ende derselben, d. h. an der Abgangsstelle des gesamten Tractus respiratorius vom primitiven Darmrohr, entwickelt sich der **Larynx** (Kehlkopf).

Daraus erhellt, daß der eigentliche Lungensack als das phyletisch ältere Gebilde, die Bronchien, Trachea und der Kehlkopf aber als spätere Erwerbungen zu betrachten sind. Dieser Satz erhält auch durch die vergleichende Anatomie seine Bestätigung.

An dieser Entstehungsweise der Lunge sind beide Blätter des Darmkanales, d. h. das **Mesoderm** und das **Entoderm**, beteiligt; letzteres aber spielt beim Zustandekommen der gesamten bronchialen Lungen-Architektur weitaus die Hauptrolle und ist als das treibende, formative Prinzip zu betrachten. Es erzeugt, von dem primären, centralen Hohlraum („intrapulmonaler Bronchus“) aus Aussakungen, welche in das umgebende, reich vaskularisierte, Muskeln und Bindesubstanz führende, mesodermale Gewebe hineinwuchern und unter immer fortdauernder Differenzierung in der aufsteigenden Vertebratenreihe ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen, d. h. Bronchien II., III. etc. Ordnung, mit kolbig angeschwollenen Enden (Infundibula und Alveolen), erzeugen.

Das nicht kanalisierte, bindegewebige Stroma der Lunge bleibt unter stetiger, weiterer Fortbildung zwischen den betr. Hohlräumen bestehen und kann so eine Septenbildung vortäuschen. Tatsächlich aber handelt es sich dabei nur um festliegende Punkte der ursprünglichen Lungenwand.

Das die Binnenräume der Bronchen auskleidende Epithel ist mit Cilien besetzt. Die Infundibula und Alveolen besitzen Plattenepithel.

Auf diese Weise kommt es — und dies gilt namentlich für die höheren Vertebraten — zu einer starken Vergrößerung der Atmungsfläche, d. h. zu einer Steigerung der physiologischen Leistungsfähigkeit des Organes, Fig. 254 A—D. Der in der aufsteigenden Tierreihe hierin sich aussprechende Fortschritt findet eine Parallele in der Ontogenese, und dies gilt auch für den da und

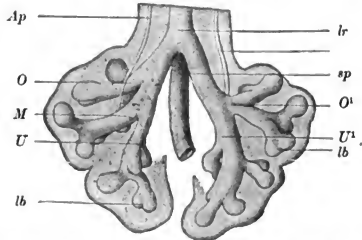


Fig. 255. Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo, nach W. His. Vergr. 50fach. *Ap* Arteria pulmonalis, *tr* Lungenbläschen in Teilung, *tr* Lufttröhre, *M*, *U* rechter, mittlerer und unterer Lungenlappen, *O* rechter, oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus, *O¹* linker, oberer Lungenlappen mit zuführendem hyparteriellem Bronchus, *sp* Speiseröhre, *U¹* linker, unterer Lungenlappen.

dort zu beobachtenden Zerfall der Lunge in **Lappen** (Lobi), welche letztere stets als sekundäre, wenn auch ontogenetisch oft sehr früh auftretende Erwerbungen zu betrachten sind.

Luftwege und Kehlkopf.

Die Länge der Luftwege steht in der Regel im Verhältnis zur Länge des Halses, doch kann dieser Satz, wie gewisse Ichthyoden und Derotremen, die Gymnophionen und manche Reptilien beweisen, zuweilen eine Einschränkung erfahren. Hier, wie dort, spielen die Wachstumsverhältnisse, beziehungsweise die von ihrem Entstehungspunkt aus kaudalwärts sich verschiebenden Lungen die Hauptrolle.

Die Wandungen der Luftwege bestehen entweder nur aus Bindegewebe, Muskeln und elastischen Fasern, oder es handelt sich — und dies kann im allgemeinen als die Regel gelten — auch um Knorpel Elemente, d. h. um ein Stützskelett, welches durch seine Elastizität für ein Offenbleiben des gesamten Kanalsystems sorgt. Am Kehlkopf gelangen die Knorpelteile zu kräftigerer Entwicklung und stellen hier einen Rahmen dar, in welchem schwingende Membranen, die **Stimmbänder** (**Ligamenta vocalia**), ausgespannt sein können. Zwischen letzteren befindet sich die sogenannte Stimmritze (**Glottis**).

Ein solcher, allerdings noch sehr primitiver Kehlkopf, findet sich von den Amphibien an aufwärts bei allen Wirbeltieren, allein auch schon bei gewissen Fischen kann es am Eingang zur Schwimmblase zu einer mehr oder weniger komplizierten Anordnung der Muskulatur, wenn auch nicht zur Differenzierung von knorpeligen Stützelementen kommen. Ein derartiger Muskelapparat, an welchem man Dilatoren, Constrictoren, Protractoren und Retractoren unterscheiden kann, tritt in die Erscheinung, mag der Ductus pneumaticus ventral wie bei Polypterus, oder dorsal wie bei Lepidosteus und Amia liegen, denn hier wie dort handelt es sich ja, wie bereits früher betont wurde, um einen und denselben Mutterboden und um eine vollkommen übereinstimmende Innervation.

Dipnoi.

Hier, wo man zum erstenmal in der Wirbeltierreihe von wirklichen Lungen sprechen kann, liegt die zuführende Öffnung ventral, also genau so wie bei Polypterus, allein weder hier noch dort kommt es zur Ausbildung von knorpeligen Elementen, sondern nur von einem Muskelapparat, an welchem man bei Protopterus und Lepidosiren Constrictoren und Dilatoren unterscheiden kann.

Nach vorne vom Kehlkopf Eingang liegt eine aus derbem Bindegewebe konstruierte zungenförmige Stützplatte, ob diese aber als phylogenetischer Ausgangspunkt für die Entstehung des Kehlkopfskelettes der Amnioten betrachtet werden kann, muß als zweifelhaft betrachtet werden. Dasselbe gilt auch hinsichtlich des Versuches, die laryngeale Muskulatur der Amphibien auf diejenige der Dipnoë zurückführen zu wollen.

Amphibien.

Bei Amphibien tritt zum erstenmal ein knorpeliges Kehlkopfskelett auf, und zwar in Form von zwei, nach den verschiedenen Amphibiengruppen sehr variierenden, die Stimmritze begrenzenden Spangen oder Platten. Dies sind die sogen. Cartilagines laterales, welche das primäre Laryngotrachealskelett darstellen. Daß diese Knorpel phylogenetisch auf einen Kiemenbogen zurückzuführen sind, kann schon in Anbetracht der Innervation durch den Vagus (*Nervus recurrens*) wohl keinem Zweifel unterliegen, allein, aus welchem Kiemenbogen sie hervorgehen, ist bis dato nicht sicher zu entscheiden, denn hinter dem 4. Kiemen- (6. Viszeral-)bogen und vor der *Cartilago lateralis laryngis* muß mindestens ein

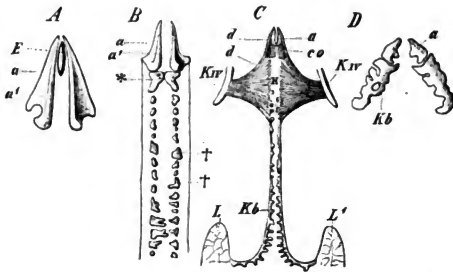


Fig. 256. Kehlkopf und Trachealgerüste von Urodelen. A von *Menobranchius*, B von *Siren lac.*, C von *Amphiuma*, D von *Salamandra mac.* a Die den *Aditus ad laryngem* (E) seitlich begrenzenden Knorpelplättchen, a' Muskelleiste an ihrem medialen Rand, co *M. constrictor laryngis*, KIV vierter Kiemenbogen, von welchem der *Dilatator tracheae* (d) entspringt. Dieser fließt von beiden Seiten her in der Trachealwand zu einer spongiösen Haut (H) zusammen und strahlt mit seinen vordersten Bündeln (das vordere d in Fig. C) an den Knorpel a aus, so daß er auch als *Dilatator laryngis* fungiert, L, L' Lungen, * Knorpel, die als Vorläufer der *Cartilago cricoidea* der höheren Wirbeltiere zu betrachten sind, † Knorpelsplittchen in der Trachea von *Siren*, die bei *Amphiuma* und *Salamandra* zu Knorpelbändern (Kb) vereinigt sind.

Viszeralbogen im Laufe der Phylogenie verloren gegangen sein, so daß der fragliche Knorpel wahrscheinlich von einem 8 oder von einem noch weiter kaudal gelegenen Viszeralbogen abzuleiten wäre.

Sehr wahrscheinlich hat man in der Reihe der *caducibranchiaten* Urodelen (*Ellipsoglossa*) die primitivste Form der *Cartilago lateralis* zu suchen. Diese stellt hier eine einfache Klammer mit ventral gelegenen Scharnier dar und umfaßt den Kehlkopf von der ventral-kaudalen nach der oral-dorsalen Richtung.

Bei den verschiedenen Urodelen Gruppen erfährt die *Cartilago lateralis* unter dem Einfluß von mancherlei Faktoren, wie z. B. der Muskulatur, die mannigfachste Fortentwicklung, die sich vor allem darin äußert, daß sich der vordere Abschnitt zu den sogenannten Gießbecken- oder Stellknorpeln (*Cartilagines aryaenoi-*

deae), der hintere (kaudale) zum Cricotrachealskelett abgliedern kann. Dieses paßt sich in immer vollkommenerer Weise der Wand des Luftweges an, dehnt sich eventuell über die ganze Länge der Luftröhre aus und greift dabei mehr oder weniger auf die Ventral- und Dorsalseite derselben über, so daß es schließlich von den Reptilien an zu gänzlich geschlossenen Trachealringen kommen kann.

Das vorderste Ende des Cricotrachealskelettes gestaltet sich bei Urodelen zu dem noch sehr einfach sich verhaltenden Ringknorpel (*Cartilago cricoidea*). Bei Anuren dagegen kommt der Ringknorpel schon zu viel stattlicherer Entfaltung, wie überhaupt der ganze Kehlkopf der ungeschwänzten Amphibien eine ungleich höhere Stufe der Ausbildung erreicht. Er wird hier zu einem wirklichen, mit schwingenden Membranen (*Ligamenta vocalia*) versehenen

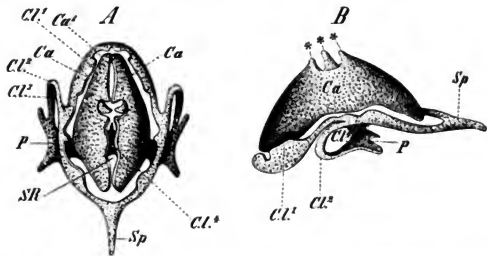


Fig. 257. Knorpeliges Kehlkopfgerüst von *Rana esculenta*. **A** von oben, **B** von der Seite gesehen. *Ca*, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *Cl*, *Cl*¹—*Cl*⁴ Cartilago cricoidea, *p* plattenartige Ausbreitung des ventralen Teiles der Cartilago cricoidea, *Sp* spießartiger Fortsatz der Cartilago cricoidea, *SR* Stimmritze, *** drei zahnartige Protuberanzen an den Aryknorpeln.

Stimmorgan, das durch die, vom Mundhöhlenbogen sich ausstülpenden Schallbasen im männlichen Geschlecht noch eine weitere Verstärkung erfahren kann. Das Knorpelgerüste ist bei *Rana* zwischen die hinteren Zungenbeinhörner wie in eine Gabel eingelassen und durch Ligamente damit verbunden, so daß es alle Bewegungen des Zungenbeinapparates mitmachen muß. Man unterscheidet einen rechts und links vom Eingang liegenden, gleichsam aus zwei Schalenhälften gebildeten (Fig. 257 *Ca*), sowie einen unpaaren, ringförmigen, mit spangenartigen Fortsätzen je eine Lungenwurzel umgreifenden Knorpel (Fig. 257 *Cl*¹—*Cl*⁴). Jener entspricht dem Gießbeckenknorpel, dieser dem Ringknorpel der höheren Wirbeltiere. Beide sind durch straffes Bindegewebe miteinander verlötet, und der erstere trägt an seiner medialen, konkaven Fläche die obengenannten starken, schwingungsfähigen Stimmbänder.

Von den Amphibien an bis zu den Säugern hinauf lassen sich am Kehlkopf zwei Muskelgruppen unterscheiden. Die eine, welche sich zwischen dem Kehlkopfgerüste und den benachbarten Skelettteilen erstreckt, ist als ein Abkömmling der Rumpfmuskulatur

zu betrachten, die andere dagegen, welche sich auf den Kehlkopf selbst beschränkt, ist, wie oben schon bemerkt, branchialen (bezw. pharyngealen) Ursprungs.

Die eigene Kehlkopfmuskulatur besteht bei Amphibien, wie auch bei allen höherstehenden Vertebraten aus einem Erweiterer und einem, resp. mehreren Verengern der Stimmritze. Beide sind von Pharynxmuskeln (*Constrictores pharyngis*) abzuleiten und zeigen in ihrem ursprünglichen Verhalten die Eigenschaften von Schlund- und Kehlkopfmuskeln. Erst bei höheren Formen kommt es zur Sonderung, d. h. zur scharfen Trennung in zwei Muskelgruppen, von welchen die eine von nun an einzig dem Pharynx, die andere dem Larynx angehört¹⁾.

Reptilien.

Bei Reptilien kommt es zu immer vollkommeneren und soliden Trachealknorpelringen, die allerdings noch nicht überall ringförmig geschlossen sind, sondern dorsalwärts noch offen bleiben können. Stets sind sie aber gut differenziert, und ähnlich verhalten sich auch die übrigen Amnioten.

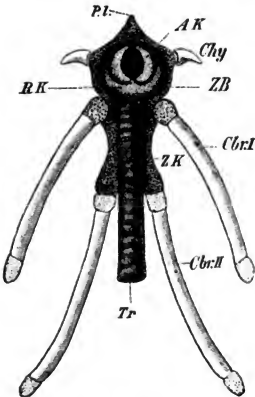


Fig. 258.

Fig. 258. Kehlkopf und Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Emys europaea*. AK Aryknorpel, Cbr. I, Cbr. II Cornu branchiale I und II, Chy Cornu hyale, P.I. Processus lingualis, RK Ringknorpel, Tr Trachea, ZB Orale Verbreiterung des Zungenbeinkörpers, ZK Copula.

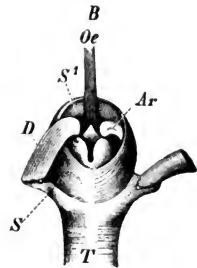
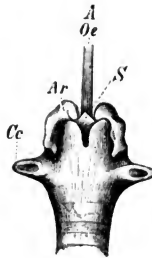


Fig. 259.

Fig. 259. Kehlkopf von *Phyllodactylus europaeus*. A Kehlkopfgerüste, B Muskulatur des Kehlkopfes. Ar Cartil. arytaenoides, Cc Cartil. cricoidea, D Musc. dilatator, Ae Os entoglossum, S, S' Musc. sphincter, T Trachea.

¹⁾ Man könnte die Frage aufwerfen, wozu eine Differenzierung der Kehlkopfmuskulatur in der oben beschriebenen Weise bereits bei den Amphibien durchgeführt wird, von welchen doch bekanntlich nur die Anuren eine Stimme besitzen. Diese sehr berechtigte Frage läßt sich dahin beantworten, daß die betreffenden Muskeln im Dienst des Atmungs-Geschäftes stehen.



Die Länge der Trachea ist bei den verschiedenen Gruppen eine sehr verschiedene. Sie hängt nicht allein von der Länge des Halses, sondern auch davon ab, ob die Spaltung in die Bronchien höher oder tiefer erfolgt. Stets geschieht das Vordringen der Skelettbildungen von der extrapulmonalen Strecke des Luftweges aus und schreitet von hier aus allmählich ins Innere der Lunge fort.

Die *Cartilago cricoidea* differenziert sich bei Reptilien ungleich schärfer und wird in vielen Fällen schon ein recht stattliches, mit Fortsätzen versehenes Stativ, auf welchem die Aryknorpel beweglich aufsitzen¹⁾. Über den Sphinkter und Dilatator vergl. die Fig. 259, B.

Abgesehen von den Schlangen, wo es sich um starke Rückbildungen handelt, existieren bei allen übrigen Reptilien sehr bemerkenswerte, für die phylogenetische Fortbildung bedeutsame, nahe Lagebeziehungen zwischen dem Kehlkopf und dem Zungenbein-Apparat, speziell dem Basihyale, in welches bei Krokodilen und Schildkröten der Kehlkopf geradezu eingebettet ist. Eine weitere Beachtung verdient die infolge jenes Umstandes und der Reduktion des Kiemenskelettes stattfindende Vorwärtswanderung des Kehlkopfes gegen den nasalen Luftweg. Eine solche Vorwärtswanderung läßt sich übrigens auch schon in der Ontogenese der Amphibien konstatieren.

Alles in allem erwogen sehen wir im Reptilienkehlkopf bezüglich einer höheren, zu einem Stimmorgan führenden Entwicklung keine, oder nur geringe Fortschritte angebahnt, und dies ist um so bemerkenswerter, als auch der (obere) Kehlkopf der Vögel hierin nicht nur keine weitere Fortbildung zeigt, sondern als Stimmorgan sogar ganz ausscheidet und hinsichtlich dieser Funktion von einem neuen Apparat abgelöst wird.

Vögel.

Bei den Vögeln sind zwei Kehlköpfe zu unterscheiden, ein oberer und ein unterer. Ersterer liegt an der gewöhnlichen Stelle hinter der Zunge, am Boden der Mundhöhle und ist selbstverständlich demjenigen der übrigen Vertebraten homolog, aber er ist keiner Lauterzeugung fähig. Er macht einen durchaus rudimentären Eindruck und dient nur als Passage für die Respirationsluft.

Von ungleich höherem Interesse ist der untere Kehlkopf (*Syrinx*), welcher gewöhnlich an der Übergangsstelle der Trachea in die Bronchien, seltener am hinteren Ende der Trachea, oder erst im Bereich der Bronchien selbst, gelegen ist. Er fungiert als Stimmorgan und ist als eine, vielleicht erst in der Reihe der Vögel gemachte Erwerbung aufzufassen. Über seine stammesgeschichtliche Entwicklung ist nichts bekannt.

¹⁾ Bei Sauriern und Schildkröten treten bereits Bildungen auf, die an die später zu besprechende Epiglottis der Säuger erinnern.

In dem oben zuerst namhaft gemachten, am häufigsten eintretenden Falle, d. h. bei einem *Larynx broncho-trachealis*, handelt es sich um eine bewegliche, unter der Herrschaft einer komplizierten Muskulatur stehende Verbindung, der obersten Bronchialringe, und dadurch um Spannung, resp. Entspannung von elastischen, schwingungsfähigen Membranen (*Membr. tympaniformis interna und externa*), die aus einer Differenzierung des elastischen Gewebes der Bronchialwandung hervorgegangen zu denken sind. Die betreffende Muskulatur liegt an der Außenfläche der Trachea und der Bronchien. Auch das unterste, in ganz bestimmter Weise

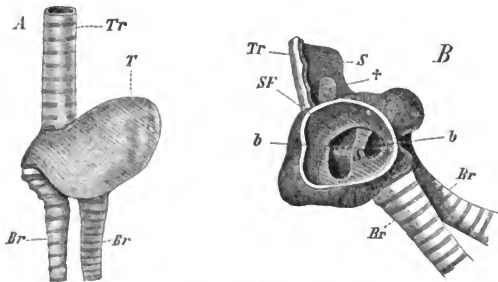


Fig. 260. Der untere Kehlkopf der männlichen Ente. A äußere, B innere Ansicht. *Br* Bronchus, *S* Steg, von welchem ein Seitenausläufer (*S* zwischen den *bb*) in die Trommelhöhle hineinragt. Dadurch wird deren Kommunikationsöffnung mit der Trachea, in zwei Abschnitte (*bb*) zerfällt, und außerdem wird jene durch die ringförmige Schleimhautfalte *SF* sehr beschränkt, *T* die sogenannte Trommel, *Tr* Trachea, † dünne Stelle im Steg.

abgeänderte, aus der Verschmelzung einer Anzahl von Trachealringen hervorgegangene Ende der Trachea spielt dabei als sogenannte „Trommel“ eine große Rolle. Letztere erreicht bei Wasservögeln, wie z. B. bei männlichen Enten, eine ganz exzessive Entwicklung und wird hier zu einer als Resonanzapparat fungierenden Knochenblase¹⁾.

Die gesamte Syrinx-Muskulatur ist, wie schon die aus Hypoglossus- und Cervikal-Elementen bestehende Innervation beweist, von dem System des *M. sterno-hyoideus*, d. h. von dem auf den Hals fortgesetzten Rectus-System abzuleiten. Es handelt sich also um Abkömmlinge der Rumpfmuskulatur,

¹⁾ Die Länge der Trachea wechselt bei Vögeln außerordentlich, und ihre Knorpelringe zeigen eine große Geneigtheit zu verkalken. In manchen Fällen, wie beim Schwan und Kranich, kommt die Trachea zum Teil in die hohle *Crista sterni* zu liegen, worin sie mehr oder weniger Windungen beschreibt, um dann wieder dicht neben ihrer Eintrittsstelle aus dem Sternum heraus- und in die Brusthöhle hinabzusteigen. Bei gewissen Vertretern der Familie der *Sturnidae* schiebt sie sich, zahlreiche Spiralwindungen beschreibend, zwischen Haut- und Brustmuskeln hinein.

und dadurch ergibt sich ein fundamentaler Gegensatz zu der Kehlkopfmuskulatur der übrigen Wirbeltiere, welche aus der primitiven

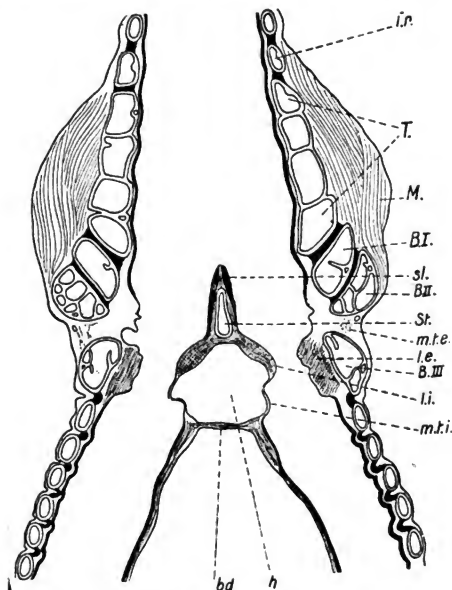


Fig. 261. Schnitt durch den Syrinx einer männlichen Amsel (*Turdus merula*) nach V. Häcker. *bd*, Bronchidesmus, *B. I.*, *B. II.*, *B. III.* erster bis dritter Bronchialhalbring, *h*, ventralwärts offener Hohlraum (Abschnitt des vorderen thoracischen Luftsacks), *l.e.* Labium externum, *l.i.* Labium internum, *M.* Muskulatur, *m.t.e.* Membrana tympaniformis externa, *m.t.i.* Membrana tympaniformis interna, *st.* Membrana semilunaris, *T.* Trommel, *T.r.* Trachealring.

Pharynx-Muskulatur hervorgegangen zu denken, d. h. viszeralen Ursprungs ist.

Säuger¹⁾.

Drei Punkte unterscheiden den Kehlkopf der Säuger von demjenigen aller übrigen Wirbeltiere und stellen ihn auch selbst schon bei den Monotremen demjenigen der Reptilien scharf gegenüber: eine sehr reiche Differenzierung der Muskulatur, wobei die Constrictoren den Dilatatoren gegenüber an Zahl stets vor-

¹⁾ Vergl. die beim Kopfskelett der Säuger figurierende Abbildung (Fig. 84).

schlagen, das konstante Auftreten eines Kehlkuckels (Epiglottis) und ebenso eines eigentlichen Schildknorpels (Cartilago thyroidea). In nächster Verbindung mit letzterem steht bei den Säugern auch der Zungenbein-Apparat, und bei Monotremen sind die Hyoid- und Thyreoid-Elemente sogar noch zu einem einheit-

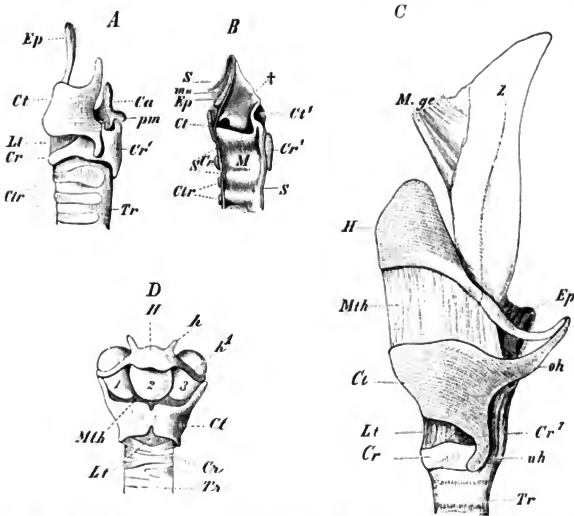


Fig. 262. Kehlköpfe von verschiedenen Säugetieren. A Kehlkopf vom Reh; von der linken Seite gesehen, B Längsschnitt durch den Kehlkopf des Fuchses, C Kehlkopf des Brüllaffen (*Myocetes ursinus*) von der linken Seite gesehen, D Kehlkopf von *Simia troglodytes*, von vorne gesehen (Ventralfäche). Ca Cartilago arytaenoides, Cr vordere, Cr' hintere, zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels, Ct, Ct' Cartilago thyroidea, Ctr knorpelige Trachealringe, Ep Epiglottis, H Zungenbeinkörper, k kleine, k' große Zungenbeinkörper, Lt Ligamentum crico-thyreoideum, M Ventriculus laryngis, welcher bei ♀ eine starke Aussackung besitzt, M.ge Musc. genioglossus, Mth Ligamentum thyreo-hyoideum, mu submuköses Gewebe mit Muskeln, oh, uh obere und untere Hörner der Cartilago thyroidea, pm Processus muscularis der Cartilago arytaenoides, S Schleimhaut der Trachea und der Zunge, Tr Trachea, Z Zunge, 1, 2, 3 die drei Schallblasen von *Simia troglodytes*.

lichen Apparate verbunden. Allein abgesehen davon zeigt der Monotremen-Kehlkopf, wie vor allem derjenige von *Echidna*, ungleich ursprünglichere Verhältnisse, als wir ihnen bei den übrigen Mammalia begegnen.

Bei den über den Monotremen stehenden Säugern existiert in postembryonaler Zeit jene innige Vereinigung des Hyoid- und Thyreoid-Apparates nirgends mehr, und die in der Mittellinie ventral-

wärts miteinander verwachsenden Schildknorpelplatten zeigen einen einheitlichen Charakter. Beide zusammen umgreifen das Cavum laryngis wesentlich von der lateralen, sowie von der ventralen Seite aus und bedecken dabei zugleich teilweise den Ringknorpel.

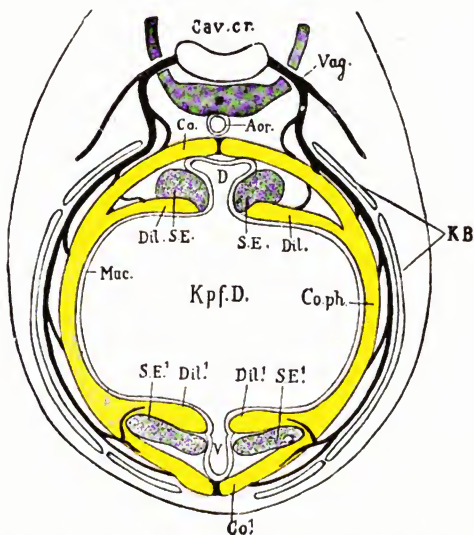


Fig. 263. Muskulatur, Nerven- und Stützelemente des dorsalen und ventralen Kehlkopfes. Querschnitt. Schema. Aor Aorta, Cav. cr., Cavum cranii, Co Constrictor des dorsalen —, Co' des ventralen Kehlkopfes, Co. ph. Constrictor pharyngis, D dorsaler Kehlkopf, Dil. Dilator des dorsalen —, Dil.' des ventralen Kehlkopfes, KB Kiemenbogen, Kpf. D. Lumen des Kieferdarmes, Muc. Mucosa pharyngis, S.E. Stützelemente des dorsalen —, S.E.' des ventralen Kehlkopfes, V Ventralkopf, Vag. Nervus vagus.

Über den Stimmbändern, welche sich zwischen dem Schildknorpel und den Gießbeckenknorpeln ausspannen, buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi laryngis (Morgagni) aus. Diese lateralen Kehlsäcke, von denen aber in der Regel nur einer zu besonderer Entwicklung gelangt, können bei Anthropoiden eine so beträchtliche Ausdehnung erfahren, daß sie als Schall- oder Resonanzblasen fungieren¹⁾.

¹⁾ Bei den übrigen Affen stülpt sich ein medianer Kehlsack zwischen Epiglottis und Schildknorpel, oder, wenn auch seltener, zwischen letzterem und dem Ringknorpel hervor. Ein derartiger Kehlsack kann z. T. auch in das sich höhlende, oder gar zu einer großen Knochenblase (Resonanzapparat) sich umgestaltende Zungenbein zu liegen kommen. Dies gilt z. B. für *Myecetes* (Fig. 262, C). Von diesen, stets von den Ventriculi laryngis

Die die *Ventriculi laryngis* von oben her begrenzenden Schleimhautfalten werden als *Ligamenta ventriculi* (*Ligamenta vocalia falsa*) bezeichnet und kommen nicht allen Säugern zu. Auch die wahren Stimmbänder können fehlen und werden dann durch eine Vorragung der Schleimhaut, welche durch Muskelwirkung (*Musculus thyreo-arytaenoideus*) temporär verstärkt werden kann, ersetzt (*Monotremen*, *Affen*, *Cetaceen*). Die Lauterzeugung ist also nicht notwendigerweise an das Auftreten von eigentlichen Stimmbändern geknüpft.

Die *Cartilago epiglottis* besteht aus elastischem Knorpel, doch können bei verschiedenen Säugern hyaline Knorpelmassen inselartig eingesprengt sein. Sie entspringt im Winkel des Schildknorpels, überragt dessen vorderen Rand und deckt, nach hinten umgelegt, die Stimmritze. Sie führt deshalb mit Recht den Namen: *Epiglottis* (Kehlideckel). Ihre Phylogenie ist nicht näher bekannt¹⁾.

Nachdem wir so am Ende unserer Betrachtungen über den Kehlkopf angelangt sind, ergibt sich mit Rücksicht auf die bei gewissen Fischen (*Ganoiden* s. o.) bestehenden Verhältnisse das Resultat, daß man in der Wirbeltierreihe mit der Existenz von zwei, im Bereich des Kopfdarmes gelegenen Kehlköpfen, einem *Larynx ventralis* und einem *Larynx dorsalis*, zu rechnen hat. — Ich ziehe die Bezeichnung „dorsaler“ Kehlkopf vor und sage nicht oberer Kehlkopf, weil dieser Name bekanntlich in der Anatomie der Vögel bereits vergeben ist. Bei den letzteren kommt noch der untere Kehlkopf (*Syrinx*) als das eigentliche Stimmorgan in Betracht, und angesichts dieser Tatsache sind also bei den Vertebraten im ganzen drei Kehlköpfe zu unterscheiden.

ausgehenden Kehlsäcken sind andere, z. T. einen sehr beträchtlichen Umfang gewinnende Ausstülpungen der laryngealen Schleimhaut wohl zu unterscheiden. Sie können bei verschiedenen Säugetieren an verschiedenen Stellen des Kehlkopfes zwischen dessen Knorpeln hervortreten und sind deshalb nur zum Teil einander homolog.

1) Die Bedeutung des Kehlkopfes ist bei den über den *Monotremen* stehenden Säugern insofern aufs innigste an die Bildung des weichen Gaumens, beziehungsweise einer dadurch entstehenden *Pharyngo-Nasaltasche* geknüpft, als er sich, gegen die Choanen mehr oder weniger weit emporwachsend, in die eben genannte Tasche einlagert und dabei von der Muskulatur des weichen Gaumens zwingenartig umfaßt wird. So entsteht eine, schon in der Reihe der Reptilien sich anbahnende direkte, sichere Verbindung zwischen den nasalen Luftwegen und dem *Larynx*, während in den seitlichen Abschnitten des *Pharynx* eine gleichzeitige Kommunikation des Schlundes mit der Mundhöhle bestehen bleibt. Mit anderen Worten: *Atmung* und *Speisezufuhr* können unabhängig voneinander vor sich gehen. Daraus werden namentlich diejenigen Säugetiere den größten Nutzen ziehen, deren Junge in unreifem Zustande geboren werden, und die, eigener Saugbewegungen noch wenig oder gar nicht fähig, die Milch durch den *Musculus compressor mammae* des Muttertieres zugeführt erhalten (*Marsupialier*). Auch bei den übrigen *Mammalia* findet sich, wenn auch häufig nur in embryonaler Zeit, jener Hochstand des Kehlkopfes.

Die Lungen im engeren Sinne.

Dipnoër.

Während die Lungen von *Ceratodus* zu einem unpaaren, weiten Sack, ohne Spur eines trennenden Septums, zusammenfließen, gilt dies bei den übrigen Dipnoërn nur für den vordersten, durch ein maschiges Netzwerk charakterisierten Abschnitt der Lungen; gleich hinter ihm bleiben sie voneinander getrennt.

Nur an ihrer Ventralfläche vom Bauchfell überzogen, erstrecken sich die Lungen durch die ganze Leibeshöhle und besitzen, ähnlich wie manche Schwimmblasen (*Lepidosteus*), eine zu Leisten und Netzen erhobene Mucosa.

Amphibien.

Die zwei, langgestreckte Säcke darstellenden Lungen von *Menobrachius* und *Proteus*, sowie diejenigen der Wassermolche, der

Tritonen stehen insofern noch auf einer primitiveren Entwicklungsstufe, als diejenigen der Dipnoër, als ihre Innenfläche ganz glatt ist, also eine viel geringere Oberflächenvergrößerung besitzt.

Bei anderen Urodelen, wie z. B. bei *Salamandra*, noch viel mehr aber bei *Anuren*, wo die Lungen zwei symmetrisch gelagerten, weichen, elliptischen Säcken gleichen, zeigt sich die Lungeninnenfläche zu einem, der Gefäßverteilung entsprechenden, viele glatte Muskelemente und elastische Fasern führenden Netzwerk erhoben.

Bei den *Anuren* macht sich dies äußerlich durch zahlreiche, halbkugelige Vortreibungen bemerkbar. Abgesehen aber von diesen größeren Ausbuchtungen findet sich bei *Salamandra* und bei *Anuren* noch ein wandständiges, maschiges Alveolen-

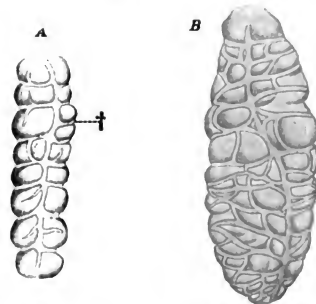


Fig. 264. A Lunge von *Salamandra maculosa*. Man beachte die regelmäßige Anordnung der Blutgefäße, welche zwischen den einzelnen Ausbuchtungen verlaufen. Nur an der mit einem † bezeichneten Stelle geht rechterseits ein Seitenzweig mehr ab, und dementsprechend zeigt sich hier auch eine Unregelmäßigkeit in der Zahl der Ausbuchtungen. B Lunge von *Rana temporaria*, ein einheitlicher, weiter Sack, mit relativ wenig Ausbuchtungen, zwischen welchen die unregelmäßig vom Hauptgefäß abgehenden Seitenzweige verlaufen. Nach Fanny Moser.

system, und dieses stellt die eigentliche respiratorische Lungenpartie dar, während der einheitliche centrale Hohlraum, ähnlich den sogenannten Bronchien der Säugetierlunge, nur zur Luftzuleitung und -ableitung dient¹⁾.

¹⁾ Bei sehr vielen Salamandrinen (*Salamandrina perspicillata*, *Sperlerpes*, *Plethodon* etc.) hat der Respirationsapparat eine bedeutende Rückbildung er-

Reptilien.

Wie überall, so richtet sich auch bei Reptilien die Form der Lunge im allgemeinen nach derjenigen des Körpers, ihre Architektur erreicht aber vielfach eine höhere Differenzierung, als bei Amphibien. Diese findet ihren Ausdruck in einer ungemainen Vergrößerung der Respirationsfläche, und dementsprechend haben wir es hier, abgesehen von der noch ein primitiveres Verhalten zeigenden Lacertilierlunge nicht mehr mit einem weiten, centralen Hohlraum zu tun, sondern finden das Organ von einem fein verästelten, röhrigen Bronchialsystem durchwachsen, welches mit dem central verlaufenden, verhältnismäßig engen Stammbronchus in Verbindung steht.

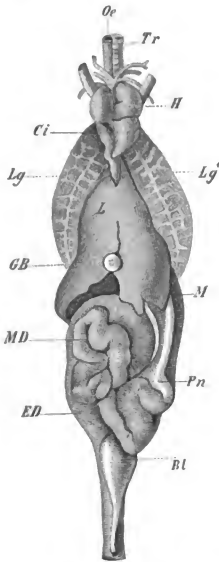


Fig. 265.

Fig. 265. Situs viscerum von *Lacerta agilis*. *Bl* Harnblase, *Ci* Vena cava inferior, *ED* Enddarm, *GB* Gallenblase, *H* Herz, *L* Leber, *Lg*, *Lg'* die beiden Lungen mit ihrem Gefäßnetz, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *Oe* Ösophagus, *Pn* Pankreas, *Tr* Trachea.

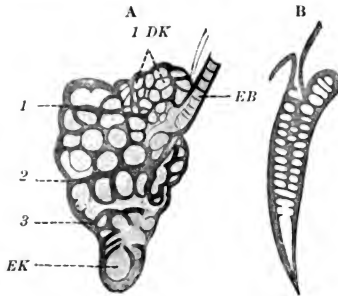


Fig. 266.

Fig. 266. **A** Lunge von *Emys lutaria* (1,6 mm) aufgeheilt. Man sieht die drei großen Querwände (1, 2, 3), welche die lateralen Kammern trennen, den eindringenden extrapulmonalen Bronchus (*EB*), die erste Dorsal- (*1 DK*) und die Endkammer (*EK*).

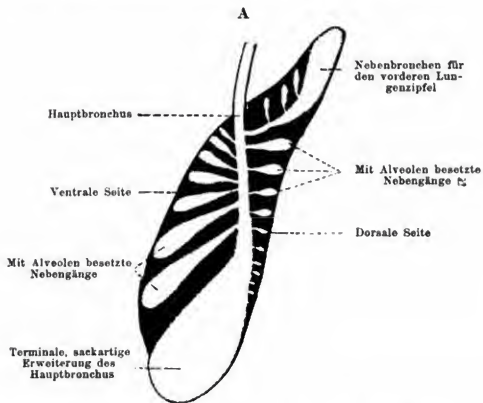
B Lunge von *Anguis fragilis* (aufgeheilt). Nach Fanny Moser.

Mit der fortschreitenden Alveolisierung und der weiteren Entfaltung des Bronchialsystems kommt es allmählich auch zur Herausbildung

fahren. Die Lungen sind gänzlich verschwunden, und der Ausfall wird durch die Mund-, Rachen- und Hautatmung gedeckt. Es handelt sich dabei um außerordentlich reich entwickelte Kapillarnetze.

☞ Auch bei Anuren, welche ohne Ausnahme gut ausgebildete Lungen besitzen, spielt die Mund-Rachen-Atmung neben der pulmonalen Respiration eine sehr große Rolle.

extrapulmonaler Bronchien, die anfangs nur kurz sind, später aber länger auswachsen und sich schließlich, unter beharrlich fort-



schreitender Komplikation der Lungenarchitektur, jederseits als intrapulmonaler Bronchus in das Organ selbst hinein fortsetzen.

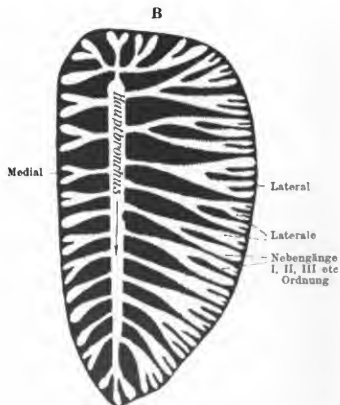


Fig. 267. A Lunge von *Varanus varius* und B von *Thalassochelys caretta* (Familie der Cheloniidae), nach A. Milani.

Dadurch kommt es zur Bildung einer eventuell teilweise knorpeligen intrapulmonalen Röhre, welche durch zahlreiche Öffnungen mit kleineren Bronchialröhren II. und III. etc. Ordnung in Verbindung steht.

Dieser höhere Differenzierungsgrad gilt auch schon für die Lunge gewisser Saurier, namentlich aber für die Schildkröten- und Krokodillunge, und nur der caudale Abschnitt bewahrt hier ein geräumigeres Lumen. Bei Ophidiern bleibt das centrale Lumen, d. h. der Stammbronchus stellenweise noch geräumiger, und, ähnlich wie bei den fußlosen Amphibien, den Gymnophionen, so kommt auch bei Schlangen und Amphisbänen in der Regel nur die rechte Lunge zu vollständiger Entwicklung, während die linke rudimentär erscheint, oder ganz schwindet. Auch bei Scinken übertrifft die rechte Lunge stets die linke an Ausdehnung.

Was die Wand der Reptilienlunge¹⁾ betrifft, so erfährt sie durch Vermehrung des Bindegewebes eine bedeutende Verdickung. Auf Grund dieses Verhaltens haben die Ausbuchtungen des intrapulmonalen Bronchus einen viel größeren Widerstand zu überwinden und beschränken sich auf mehr oder weniger enge, in die dicke Wand einwachsende Kanäle. Die Sonderung in einen luftzuführenden, sowie in einen respiratorischen Abschnitt wird eine immer deutlichere, und dies führt, unter stetig weiter fortschreitender Verdickung, bezw. Verdichtung der Lungenwand zu den Verhältnissen, welchen wir in der Vogel- und Säugetierlunge begegnen. Wenn es sich nun auch — das sei jetzt schon bemerkt — nicht um eine direkte Homologisierung der einzelnen Lungenteile handeln kann, so erscheint doch der Bau der Lunge in der ganzen Vertebraten-Reihe wenigstens in seinen Hauptzügen festgelegt. Innerhalb dieses Rahmens finden die größten Variationen statt, nicht allein von einer Gattung, sondern schon von einem Individuum zum andern. Gleichwohl aber läßt sich folgendes, allgemein gültige Gesetz für die Bildungsweise der Lunge aufstellen: wie bei Amphibien, so führt auch bei Reptilien und, wie ich gleich vorgreifend bemerken will, bei allen Amnioten, ein centrifugal fortschreitender Sprossungs- oder Knospungsprozeß des entodermalen Epithels zur Vervollkommenung der Lunge. Ontogenie und Phylogenie gehen parallel, und hier, wie dort, richtet sich die mesodermale Lungenanlage formell nach der entodermalen.

¹⁾ Der hinterste Abschnitt der Lunge kann in einen schlanken, wurstartigen Blindsack auslaufen, in welchem die Alveolenbildung in der Regel nicht stark ausgesprochen ist, oder gänzlich fehlt.

Solche wurstartige Fortsätze finden sich auch bei gewissen Ascalaboten, Iguaniden und Varaniden. Bei Chamäleoniden, wo nur das vordere Lungenende durch Septen abgekammert ist, entspringen die Fortsätze auch schon weiter vorne vom ventralen Lungenrand. Sie besitzen hier eine faden-, spindel-, keulen-, oder auch lappenartige Konfiguration. Dadurch erscheinen Verhältnisse angebahnt, welche wir in der Architektur der Vogellunge zur höchsten Entwicklung kommen sehen.

Lunge und Luftsäcke der Vögel.

Die einheitlichen, ungelappten und blutreichen Vogellungen sind im Verhältnis zu dem sehr umfangreichen Thorax klein, stehen aber hinsichtlich der Komplikation ihres Aufbaues und ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit an der Spitze aller Respirationsorgane in der Wirbeltierreihe.

Fest den Brustwirbeln und den Rippen angepreßt, besitzen sie nur eine geringe Elastizität und Erweiterungsfähigkeit. Der Hauptbronchus, welcher von seinem Eintritt an nahe der Mitte der ventralen Lungenoberfläche bis zur hintersten Grenze des ganzen Organs verläuft und dabei seine Knorpelringe allmählich verliert, gabelt sich jederseits in Nebenbronchen, welche teils eine ventrale, teils eine dorsale Lage haben. Die von den 8 ventralen und 6—10 dorsalen, kleinkaliberrigen Nebenbronchen ausgehenden Zweige sind von einer Menge dicht stehender, gleichweiter Öffnungen durchbohrt, welche in kleine Röhren, die sogenannten Lungenpfeifen hineinführen. Vom Lumen der einzelnen Pfeifen gehen kurzgedrungene, radiär angeordnete Bronchioli ab, welche sich in ihrem weiteren Verlauf in immer feinere Luftkanäle verästeln. Diese „Luftkapillaren“ verflechten sich mit den Blutgefäßen.

Sämtliche Luftwege der Vogellunge anastomosieren miteinander, während Blindsäcke und Alveolen der Vogellunge gänzlich zu fehlen scheinen. Die Ausbildung der engen Kanäle, sowie die allseitige Kommunikation der Pfeifenbezirke und der Luftkapillaren stehen in gerader Proportion zur Ausbildung des Flugvermögens. Ein grob angelegtes Branchialsystem mit eng begrenzter Kaliberschwankung der Luftwege charakterisiert die, ein geringeres Respirationsvermögen besitzenden, schlechten Flieger.

An der freien, ventralen Fläche jeder Lunge bemerkt man fünf Öffnungen, durch welche Branchialäste ausmünden (Fig. 268). Sie führen in ebensoviele dünnhäutige Räume und setzen diese dadurch in Verbindung mit der Außenluft¹⁾. Diese, von der Lunge aus mit Luft füllbaren, und in früher Embryonalzeit als Aussackungen der primitiven Lungenbläschen entstehenden „Luftsäcke“ stellen ein System bestimmt angeordneter Hohlräume dar; sie schieben sich nicht nur zwischen die Eingeweide, bzw. zwischen diese und die Rumpfwand ein, sondern überschreiten auch noch vielfach die Rumpfhöhle und kommen zwischen die Muskeln und in die Knochen zu liegen.

Bezüglich der physiologischen Bedeutung der Luftsäcke sei Folgendes bemerkt.

Der durch die rhythmische Bewegung des Thorax erzeugten Erweiterung und Verengerung des Brustkorbes können die fest eingekeilten, kleinen Lungen nicht folgen, wohl aber die, eine beträchtliche Ausdehnung besitzenden Luftsäcke, welche dabei einerseits als

1) Außer jenen, von der ventralen Lungenfläche ausgehenden Luftsäcken gibt es auch noch einen abdominalen, vom kaudalen Ende des Hauptbronchus ausgehenden Luftsack. Dazu kommt noch ein, etwa vom zweiten Drittel des Hauptbronchus abgehender kurzer, aber weiter Kanal, welcher in einen hinteren, diaphragmatischen Luftsack führt.

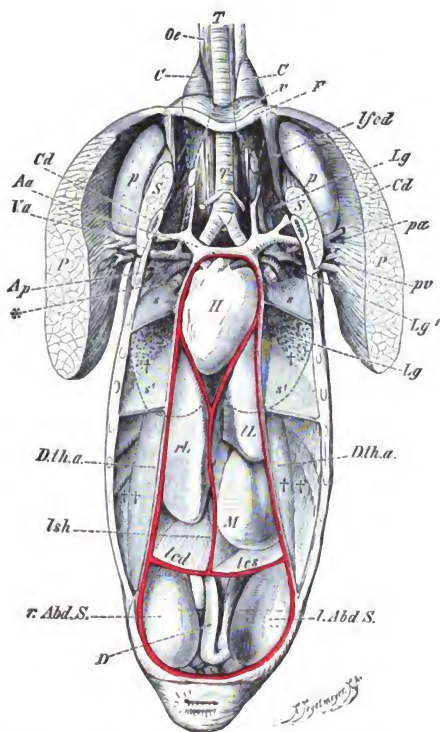


Fig. 268. Rumpfeingeweide und Luftsäcke einer Ente, nach Entfernung der ventralen Rumpfwand. Nach einer Originalzeichnung von H. Straßer. *Ap* Arteria pulmonalis, *A.a*, *V.a* Arteria und Vena anonyma mit ihren Ästen, *Cd* Coracoid, *C*, *C* Cervikalsack, *D* Darm, *D.th.a.* das fibröse Diaphragma thoracico-abdominale, *F* Furcula, *H* Herz im Herzbeutel, *l.cd*, *l.es* Ligamentum coracarium hepatis dextrum und sinistrum, *l.fed* Ligamentum coraco-furcularis, *Lg*, *Lg'* Lunge, *l.sh* Ligamentum suspensorium hepatis, *Oe* Ösophagus, *P* großer Brustmuskel, *p* Pektoraltasche zwischen Coracoid, Scapula und den vordersten Rippen, mit dem Supracoracoidalraum kommunizierend, *pa* Arterie des Brustmuskels, *pv* Vene desselben, *r.Abd.S.*, *l.Abd.S* rechter und linker Abdominalsack, *rL*, *lL* rechter und linker Leberlappen, *S* Musculus subclavius, *s*, *s* Scheidewand zwischen den vorderen diaphragmatischen Luftsäcken und dem, im vordersten Teil des Thorax gelegenen, unpaaren Supracoracoidalsack, *s'*, *s'* Scheidewand zwischen dem hinteren, diaphragmat. Luftsack und dem vorderen diaphragmat. Luftsack, *T* Trachea, *V* Vorderes Wandstück des Supracoracoidalsackes, * Eintritt des Trachealastes in die Lunge, † vorderer diaphragmatischer Luftsack, †† hinterer diaphragmat. Luftsack. Rot: Schnittlinien des Pericards und Peritoneums.

Einsauger, andererseits als Auspresser der Luft fungieren. Da bei der Einsaugung die frische Luft nicht allein in die feinsten Lungen-
teilchen, sondern auch zum Teil direkt, von den Nebenbronchen aus,
in die Luftsäcke dringt, so wird, wenn bei der Verengerung des
Thorax die in den Luftsäcken befindliche Luft durch die Lunge aus-
gepreßt wird, auch die Ausatmung für die Sauerstoffversorgung des
Blutes nutzbar gemacht. Die Luftsäcke, die in ihren Hauptab-
schnitten geradezu gefäßarm sind, dienen also nicht zur Ver-
größerung der Atemfläche, sondern nur zur Luftaufspeiche-
rung und wirken dabei gleichsam wie Blasebälge, oder Ventila-
toren, welche die Durchlüftung der Lunge besorgen, während
der eigentliche Gasaustausch, d. h. die Respiration, nur
in der Lunge selbst erfolgt.

Der Nutzen der „Pneumatisation“ des Vogelkörpers beruht
also nicht einfach auf der Verminderung des absoluten Gewichtes des
Tieres durch die Knochenpneumatizität (Ersatz von Knochenmark etc.
durch Luft, Ersparnis an Knochensubstanz durch zweckmäßigeren
Verlauf der Zug- und Druckbalken). Auch die Lufträume zwischen
den Muskeln und im Innern des Rumpfes sind für den Flug von
Bedeutung.

Der früher allgemein angenommene Satz, daß die Pneumatizität
der Knochen durch Erleichterung des ganzen Skelettes zur Erleichte-
rung des Fluges diene, läßt sich nicht mehr in dieser Form aufrecht
erhalten, seitdem man weiß, daß ausgezeichnete Flieger, wie die
Sterna, keine, oder, wie die Möven, fast gar keine lufthohlen
Knochen haben, während die nicht fliegenden Ratiten in aus-
giebigster Weise damit ausgerüstet sind. Somit ist die Knochen-
pneumatizität (man denke auch an die Chiropteren) überhaupt
keine unter allen Umständen wesentliche Bedingung des Flugver-
mögens, wenn damit auch nicht geleugnet werden soll, daß sie —
und ich verweise dabei namentlich auf die größeren Flieger — von
Vorteil dafür werden kann. Dabei wird es sich in erster Linie um
eine Verminderung der Eigenschwere des Flügels handeln, und eben-
so muß natürlich jede Verminderung des Gesamtgewichtes die Flug-
arbeit vermindern.

Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Tieren, oder nur der Klasse
der Vögel Zukommendes, liegt in der Einrichtung der Knochenpneu-
matizität überhaupt nicht. So haben Untersuchungen über die zum
großen Teil gigantischen Dinosaurier Amerikas gezeigt, daß auch
bei ihnen lufthohle Knochen allgemein verbreitet waren. Auch die
Sinus frontales, sphenoidales etc. der Säugetiere gehören
hierher. Hier wie dort handelt es sich offenbar in erster Linie um
eine Ersparnis an Material¹⁾.

¹⁾ Dies prägt sich z. B. auch in allen jenen Schädelknochen deutlich aus, welche,
wie bei Vögeln und Krokodiliern, mit der Paukenhöhle kommunizieren. Dahin
gehört das Alisphenoid, das Squamosum und das Mastoideum. Auch das Os
occipitale ist zum größten Teil pneumatisch.

Zu ganz exzessiver Entfaltung gedeihen die lufthohlen Räume bei Huftieren, sowie
bei Elephas und bei den Anthropoiden. Die Sinus frontales sind hier stark
entwickelt, und außer den auch dem Menschen zukommenden Sinus maxillares
und sphenoidales finden sich noch Lufträume in den Processus pterygoidei und
in den Alae magnae des Keilbeines, ja sie können sich auch noch auf alle Gesichts-
knochen ausdehnen. Eine im Jochbein liegende Höhle kommuniziert mit der Highmorschöhle.

Säuger.

Bei den Säugetieren verhält sich die Länge der Trachea proportional zu derjenigen des Halses. Ist letzterer verkürzt, so ist die Trachea fast ganz auf den Thorax beschränkt, oder sie teilt sich, wie bei den Sirenen, unmittelbar hinter dem Ringknorpel des Kehlkopfes in die beiden Bronchi.

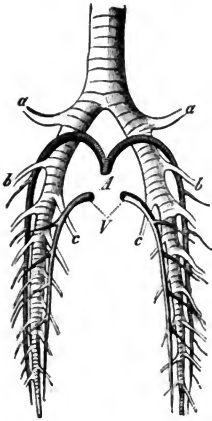


Fig. 269.

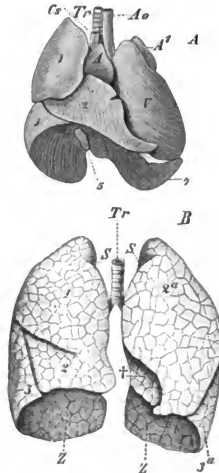


Fig. 270.

Fig. 269. Schematische Darstellung des Bronchialbaumes der Säugetiere. A und V Arteria und Vena pulmonalis, a, a beidseitiger, bronchialer, 'eparterieller' Bronchus, b Reihe der 'hyarteriellen' Ventralbronchien, c der, 'hyarteriellen' Dorsalbronchien.

Fig. 270. A Rechte Lunge des Maulwurfs, welche die gänzlich ungelappte linke Lunge an Volumen 2-4mal übertrifft. B Beide Lungen des Menschen von der Ventralseite gesehen. 1, 2, 3, 4, 5 die verschiedenen Lungenlappen, 2' und 3' der sogenannte obere und untere Lappen der linken Lunge des Menschen, A, A' die beiden Atrien des Herzens, Ao Aorta, Cs Cava superior, S, S Sulcus für die Arteria subclavia, Tr Trachea, V Herzventrikel, Z, Z Zwerchfellfläche (Basis) der Lunge; in der Figur A entsprechen die Zahlen 4 und 5 dieser Fläche, † Incisura cordis.

Die Knorpelspangen der Trachea sind meistens dorsal nicht geschlossen, sondern durch eine, glatte Muskeln führende Membran verbunden.

Die Bronchen sind von ähnlichen Knorpelringen umgeben wie die Trachea, und hier wie dort sind sie nur ausnahmsweise geschlossen.

Eine direkte Ableitung der Säugetierlunge von derjenigen der Reptilien ist, wenn auch in genetischer Beziehung dieselben Gesetze walten, nicht möglich; nur die bei *Echidna* auftretenden, weiten Lufträume erlauben eine gewisse Parallelisierung mit den bei Reptilien herrschenden Verhältnissen. Dabei (— und dies gilt auch für *Opossum* —) ist aber der Gedanke an eine sekundäre Erwerbung nicht auszuschließen.

An dem sogenannten *Stammbronchus*, welcher bei allen Säugern die gesamte Lunge bis zu ihrem Hinterende durchsetzt, unterscheidet man ein zweireihiges System von Seitenbronchen, nämlich ein aus größeren Elementen bestehendes *ventrales System* und ein, durch schwächere Ausbildung seiner Komponenten charakterisiertes, *dorsales System*¹⁾.

Die in der Säugetierlunge zu beobachtende Lappenbildung tritt in ihrer morphologischen Bedeutung der Bronchialverzweigung gegenüber stets in den Hintergrund, d. h. der innere Bau der Lunge bleibt dadurch in seinem Wesen unberührt. So ist die Lappung der Säugetierlunge als eine erst sekundär eingetretene Erscheinung anzusehen, der eine phylogenetische Bedeutung nicht zukommt.

Die ursprünglich zur Lappenbildung führenden Einkerbungen können sich wieder zurückbilden, so daß die Lungen zu einheitlichen Säcken werden (*Sirenen*, *Cetaceen*, einzelne *Pinnipeder* und *Chiropteren*, *Murinen*, *Sciurus*, *Castor* u. a.) oder nur undeutlich gelappt erscheinen (*Bradypus*, *Myrmecophaga*, verschiedene *Perissodactyli* u. a.).

Bei vielen Säugetieren tritt ein unpaarer Lungenlappen, meist nur rechts, zwischen *Pericardium* und *Diaphragma* auf. Er heißt *Lobus infracardiacus*, *impar*, oder *azygos* und wird von einem accessorischen Bronchus versorgt, welcher ventral aus dem rechten *Stammbronchus* entspringt. Dieser Bronchus kann übrigens auch vorhanden sein, ohne daß es zur Ausbildung des betreffenden Lappens kommt.

Was die feinere Lungenarchitektur betrifft, so sei noch Folgendes bemerkt:

Die Bronchen werden gegen ihre Endausstrahlung hin immer feiner und besitzen in ihren Wandungen immer spärlichere Knorpel-elemente, bis diese bei den Endbronchiolen endlich ganz schwinden. Die Endbronchiolen münden in kleine Endbläschen, die sogen. *Sacculi alveolares* s. *Infundibula*, und da deren Wandung an zahlreichen Stellen zu *Alveolen* vorgebaucht ist, so wird dadurch eine bedeutende Oberflächenvergrößerung erreicht. Diese aber kommt wiederum dem die *Sacculi alveolares* umspinnenden dichten Kapillarnetz, und dadurch dem Gasaustausch zugute, welcher sich in diesem Bereich der Lunge vollzieht.

¹⁾ Über das Wesen und die Bedeutung der zwischen rechtem und linkem Bronchialsystem herrschenden Unterschiede („asymmetrisches Verhalten des eparteriellen Systems“) ist noch keine Einigung erzielt. Am besten bezeichnet man die obersten (vordersten), kopfwärts liegenden Bronchien, mögen sie eine eparterielle, oder eine hyparterielle Lage haben, schlechweg als Bronchen der Lungenspitzen = *apicale Bronchen*. Der eparterielle Bronchus der rechten Lunge des Menschen und gewisser Säugetiere wäre also keine Bildung *sui generis*, sondern würde dem ersten dorsalen Seitenbronchus entsprechen.

Peritoneum und Pleura.

Der von einer Serosa ausgekleidete Leibesraum, das Cölon, ist bei Anamnia noch einheitlich, und auch in der Reihe der Reptilien treten erst schwache Spuren einer Abkammerung auf. Bei Vögeln macht aber der Prozeß schon weitere Fortschritte, und bei Säugern endlich begegnen wir, auf Grund des gut entwickelten Zwerchfelles, einer Abspaltung der Leibeshöhle in zwei große Abschnitte, in einen hinteren, den Peritonealraum und in einen vorderen, den Pleuralraum. Im letzteren liegt als dritter, abgespaltener Raum das, das Herz umschließende Cavum pericardii. Letzteres findet sich auch schon bei Anamnia. Bei allen jenen drei serösen Kavitäten kann man ein wandständiges, oder parietales Blatt, sowie verschiedene, in das Lumen einspringende viszerale, d. h. die be-

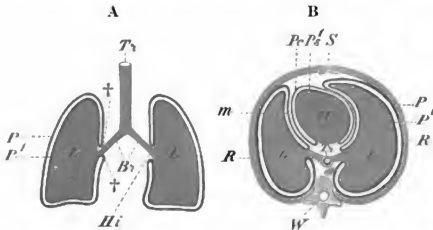


Fig. 271. Schemat. Darstellung des Pleural- und Pericardialraumes bei Säugern, mit Zugrundelegung der menschl. Verhältnisse.

A Frontalschnitt, B Querschnitt. Br Bronchien, H Herz, L Lungen, m mediastinales Blatt der Pleura parietalis, P parietales Blatt, P' viszerales Blatt der Pleura, Pe

P_s^1 parietales und viszerales Blatt des Herzbeutels, R Rippen (Brustwand), S Sternum, Tr Trachea, W Wirbelsäule, † † Umschlagstelle des parietalen und viszeralen Blattes der Pleura am Hilus pulmonis (Hi).

treffenden Eingeweide in suspenso haltende, bezw. umschließende, mesenteriale Blätter unterscheiden. Dementsprechend existieren also ein Peritoneum parietale und ein Peritoneum viscerale, eine Pleura parietalis s. costalis, und eine Pleura visceralis s. pulmonalis, sowie endlich ein Pericardium parietale und viscerale (vergl. das Zwerchfell). Die entlang der medialen Lungenfläche sich erstreckende Partie der Pleura parietalis wird Mittelfell, oder Mediastinum genannt.

Da sich nun zwischen jenen beiden Blättern eine lymphartige („seröse“) Flüssigkeit befindet, so kann sich die Bewegung der betreffenden, einem wechselnden Volum unterworfenen Organe leicht und ungehindert vollziehen.

Auf das Omentum, die Bursa omentalis und auf ähnliche mesenteriale Rezeßbildungen kann hier nicht näher eingegangen werden, und ich will nur bemerken, daß die Mesenterialrezesse die Aufgabe haben, ursprünglich mit dem Digestionskanal breit verbundene Organe von jenem teilweise frei zu machen. Die selbständige Beweglichkeit des Darmtrakts, des Herzens und der Lungen einerseits, sowie die Starrheit und Unbeweglichkeit anderer Organe, wie z. B. der Leber andererseits, sind also die Grundursache

für die Entstehung der Mesenterialrezesse in phylogenetischer Beziehung.

Dabei spielen die, je nach Zahl und Lage stärker (im allgemeinen durch Gefäße oder Drüsenausführungsgänge) fixierten Punkte der betreffenden Organe selbstverständlich eine große Rolle.

In ontogenetischer Beziehung kommen wahrscheinlich andere Faktoren, als bei der Phylogenese in Frage, nämlich aktive Einstülpungen des Serosaendothels.

Eine eigenartige Stellung nimmt das, nur den Säugetieren zukommende Omentum majus ein, doch muß hinsichtlich dieses Kapitels auf Spezialarbeiten verwiesen werden.

Pori abdominales.

Unter „Pori abdominalis“ versteht man eine, in der Regel paarige Durchbohrung der Wand des hinteren Abschnittes des Peritonealcavums, welche das Cölom in direkte Kommunikation mit der Außenwelt setzt.

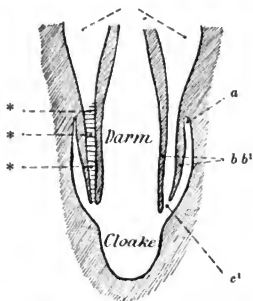


Fig. 272. Horizontalschnitt durch die Kloakengegend eines Sela-chiers nach E. J. Bles. Schema. Die *** sollen andeuten, daß der Abdominalporus auch an irgend einem Punkte des in weiten Abständen quergestreiften Abschnittes der Kloakenpapille durchbrechen kann. In solchen Fällen ist die Papille solid (Raja). a blind endigende, ektodermale Einstülpung (Kloakentasche), b, b' Kloakenpapille, c Peritonealhöhle, welche sich bei c' in den Abdominalporus öffnet.

Bei den Cyclostomen öffnet sich ein Porenpaar in den Sinus urogenitalis und dient zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte. Es handelt sich dabei wahrscheinlich nicht um ein Homologon der Pori abdominales anderer Tierformen, indem die eigentlichen Abdominalporen normalerweise nicht in jener Weise fungieren. Aus diesem Grunde würde man sie besser als Porigenitales bezeichnen. Derselbe Gesichtspunkt gilt auch für die Porigenitales der Muränoiden.

Die Leibeshöhle aller Sela-chier männlichen und weiblichen Geschlechtes steht mit der Außenwelt in Kommunikation, und zwar 1. entweder indirekt, nur durch Nephrostomen, von welchen beim Harnapparat wieder die Rede sein wird, oder 2. direkt, durch Pori abdominales, oder endlich 3. durch Nephrostomen und Pori abdominales. Da nun das gleichzeitige Vorkommen beider nur auf sehr wenige Selachier beschränkt und bei allen anderen Fischen, sowie bei allen Dipnoern und Amphibien überhaupt auszuschließen ist, so läßt sich nicht verkennen, daß zwischen den Nephrostomen einerseits und den Pori abdominales andererseits ein reciprokes, bezw. ein kompensatorisches Verhalten besteht, d. h. also, daß sich beide gegenseitig nahezu ganz ausschließen.

zischen den Nephrostomen einerseits und den Pori abdominales andererseits ein reciprokes, bezw. ein kompensatorisches Verhalten besteht, d. h. also, daß sich beide gegenseitig nahezu ganz ausschließen.

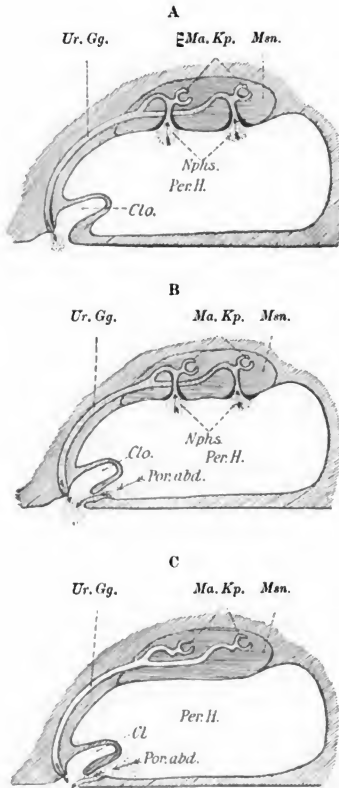


Fig. 273 A, B, C. Drei schematische Figuren nach E. J. Bles, um die drei Möglichkeiten der Kommunikation der Peritonealhöhle mit der Außenwelt bei Fischen und Dipnoern zu zeigen. A. Nur Verbindung durch die Nephrostomen (*Nphs.*) (Cestracion, Rhina und gewisse andere Selachier, bevor sie ausgewachsen, bzw., bevor sie in die Geschlechtsreife getreten sind; auch *Amia calva*-Larven). B. Verbindung durch Nephrostomen (*Nphs.*) und Abdominalporen (*Por.abd.*) (gewisse erwachsene Scylliiden und Spinacidae). C. Verbindung nur durch Abdominalporen (*Por.abd.*) (*Carchariidae*, *Lamnidae* und *Batoidei*; *Holocephala*, erwachsene Ganoiden, gewisse Dipnoi, gewisse Salmoniden, *Mormyridae*). Sonstige allgemein gültige Bezeichnungen obiger Figuren: *Cl*, *Clo* Kloake, *Ma.Kp.* Malpighi'sche Körperchen der Urniere, *Men.* (Mesonephros), *Per.H.* Peritonealhöhle, *Ur. Gg.* Urniere- s. Mesonephrogang.

Bei Ganoiden liegen die Pori abdominales zwischen der Urogenitalöffnung und dem Anus.

Unter den Teleostiern sollen sie nur den Salmoniden und den Mormyriden, wo sie rechts und links vom Anus liegen, zukommen, allein häufig sind sie hier nur einseitig entwickelt, oder fehlen sie gänzlich (Fig. 273 A, B, C).

Bei *Ceratodus* öffnen sich die paarigen Abdominalporen hinter der Kloake, während bei *Protopterus* nur ein unpaarer, nach vorne (d. h. kopfwärts) blindgeschlossener Kanal existiert, welcher sich, je nachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt, rechts oder links nach außen öffnet. Dabei liegt er entweder innerhalb, oder außerhalb des Kloakensphinkters¹⁾.

Über die morphologische Bedeutung der Pori abdominales ist nichts Sicheres bekannt, und künftige Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen müssen zeigen, ob sie den letzten Resten von Segmentalgängen entsprechen. Immerhin ist wohl im Auge zu behalten, daß Pori abdominales und Nephrostomen, mögen nun diese oder jene phylogenetisch älter sein, unter einen und denselben physiologischen Gesichtspunkt fallen, insofern sie beide für die Ausfuhr regressiver Stoffe aus der, zum großen Teil ein Exkretionsorgan repräsentierenden Leibeshöhle dienen können. Bezüglich weiterer Verbindungen der Leibeshöhle mit der Außenwelt vergl. später das Urogenitalsystem.

Rückblick.

Die bei vielen Wirbellosen eine große Rolle spielende Hautrespiration tritt bei den meisten Wirbeltieren der Kiemen- oder Lungenatmung gegenüber in der Regel stark in den Hintergrund und spielt nur bei Amphibien noch eine größere Rolle. Bei manchen derselben ist auch die Mund-Rachen-Atmung von Bedeutung.

Die wasseratmenden Kiemen sowohl, als auch die luftatmenden Lungen sind genetisch aufs engste an den Tractus intestinalis gebunden, und beide erfüllen durch den auf dem Wege des Kreislaufes sich vollziehenden Gaswechsel ein und dieselbe Funktion.

Während nun aber die Kiemen im Bereich des Kopfes, bezw. des Viszeralskelettes an die Existenz von Öffnungen geknüpft sind, welche die Schlundwand durchbohren, handelt es sich bei den Lungen um Divertikelbildungen des Vorderdarms, welche in den Leibesraum zu liegen kommen. Ähnliche Einrichtungen finden sich schon bei Fischen in Form der außerordentlich vielgestaltigen Schwimmblase, allein es handelt sich dabei, aus Gründen des Kreislaufes, in der Regel nur um eine morphologische, und um keine funktionelle Parallele, d. h. die Schwimmblase fungiert, abgesehen von gewissen Ganoiden und einigen Teleostiern, als ein hydrostatischer Apparat.

¹⁾ Von Abdominalporen bei Amphibien, Vögeln und Mammalia ist nichts bekannt, bei Reptilien aber, nämlich bei zahlreichen Schildkröten und Krokodilen, werden sie vielleicht durch die sogen. Peritonealkanäle repräsentiert. Diese besitzen bei den Schildkröten nahe Lagebeziehungen zum Penis und zur Clitoris, dringen in die spongiöse Substanz der Eichel ein und endigen dann gewöhnlich blind. Bei Krokodilen, wo sich das Cavum peritonei gegen die Peniswurzel zu trichterartig auszieht, münden die Kanäle in die Kloake.

Auf Grund des einheitlichen, in der gesamten Zirkumferenz des Kopfdarmes in gleicher Weise zur Verfügung stehenden Bildungsmaterials und der gleichen Innervation kann sich jenes Organ, das man als Kehlkopf bezeichnet, sowohl ventral, am Eingang der Lunge, als auch an demjenigen der Schwimmblase, also dorsal, entwickeln, vorausgesetzt, daß sich dieser Prozeß im Bereich der kaudalen Branchialgegend, d. h. des Pharynx, vollzieht. In diesem Fall kann es zur Ausbildung eines sehr komplizierten Larynx dorsalis kommen, in dem allerdings knorpelige Stützelemente nicht existieren.

Die Kiemen sind als eine phyletisch ältere Einrichtung zu betrachten, als die Schwimmblase, bzw. als die Lunge, denn die niedrigsten Fische zeigen von einer Schwimmblase noch keine Spur, und dieser Satz wird auch durch die Ontogenie gestützt. Letztere beweist, daß sämtliche Wirbeltiere früher einmal kiemenatmend waren, und daß sie erst ganz allmählich, in Anpassung an das umgebende Medium, luftatmend geworden sind, ein Prozeß, den wir heute noch in der Entwicklung der meisten Amphibien vor unseren Augen sich abspielen sehen.

Daß die Kiemenregion bei den Vorfahren der heutigen Wirbeltiere über einen viel größeren Abschnitt des Körpers sich erstreckt haben muß, erhellt unzweifelhaft aus dem Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und der Notidaniden, sowie aus gewissen Kiemenrudimenten, wie sie bei anderen Fischen häufig noch nachzuweisen sind.

In morphologischer Beziehung lassen sich die Kiemen sämtlicher Wirbeltiere in fünf Abteilungen zerfallen, die unter sich keine direkten Beziehungen aufweisen. Die erste ist durch den Amphioxus, die zweite durch die Cyclostomen, die dritte durch die übrigen, im erwachsenen Zustande befindlichen Fische, die vierte durch die Embryonen der Selachier, gewisser Ganoiden und Teleostier, die fünfte endlich durch die Dipnoer und die Amphibien, bzw. durch die Amphibien-Larven repräsentiert. Bei allen aber hat man hinsichtlich der Genese das Entoderm als das treibende Prinzip zu betrachten: alle Kiemen sind im wesentlichen Darmderivate.

Was den Respirationsapparat der luftatmenden Wirbeltiere anbelangt, so kann man bei allen 1. die Luft zuführenden Wege und 2. die eigentliche, mit dem Gasaustausch betraute Lunge unterscheiden. Erstere zerfallen in den Kehlkopf, die Trachea und die Bronchien.

Der Eingang zum Kehlkopf liegt im Gegensatz zu demjenigen des Luftganges der Schwimmblase stets an der ventralen Schlundwand, unterscheidet sich aber von jenem bei niederen Typen im übrigen nur wenig. Jene ventrale Lage bahnt sich schon bei Crossopterygiern an und führt dann durch die Dipnoer zu den Verhältnissen der Amphibien.

Stets ist die laryngeale Muskulatur, in phylogenetischer Hinsicht auf den primitiven, unter dem Einfluß des N. vagus stehenden Constrictor des Kopfdarmes zurückzuführen, während über die Herkunft der laryngealen Stützelemente noch keine Einigung erzielt ist. Sie treten zum erstenmal bei geschwänzten Amphibien auf, zeigen aber hier noch ein sehr primitives Verhalten. Die Trachea ist bei Amphibien in der Regel noch außerordentlich kurz, bzw. noch gar nicht vorhanden, so daß man vom Kehlkopf aus direkt in die Lungensäcke

gerät. Eine von Knorpeln gestützte Trachea ist somit als ein sekundärer Erwerb zu betrachten, findet sich aber in dieser Form bereits bei gewissen Urodelen.

In der Reihe der Anuren erreicht die Kehlkopfmuskulatur, sowie auch das Knorpelskelett eine höhere Ausbildung, und hier treten auch zum erstenmal schwingende Membranen auf, wodurch das erste Stimmorgan gebildet ist.

Von den Reptilien an ist der Typus des Säugetierkehlkopfes in seinen Grundzügen vorgezeichnet, und was bei Säugetieren neu hinzukommt, sind im wesentlichen nur die Cartilago thyreoidea und eine durch Knorpel gestützte, selbständige Epiglottis, sowie endlich eine ungleich reicher differenzierte Muskulatur.

Eine Sonderstellung nehmen die Vögel insofern ein, als ihr Stimmorgan in die Tiefe der Brust versenkt, d. h. an dem Übergang der Trachea in die Bronchien angebracht, und der obere, eigentliche Kehlkopf (im Sinne der übrigen Vertebraten) rudimentär, und nur zu einem einfachen Luftweg geworden ist.

Was die Lunge selbst betrifft, so kommt sie keineswegs bei allen terrestrischen Tieren zu funktioneller Bedeutung; sie hat vielmehr bei zahlreichen Urodelen eine Rückbildung, bezw. einen gänzlichen Schwund erfahren, so daß sie in physiologischer Hinsicht durch eine Mund-, Rachen- und Hautatmung ersetzt wird.

In ihrer Form paßt sich die Lunge, wie dies auch für andere Eingeweide, wie z. B. für die Leber, gilt, der Konfiguration des Körpers im allgemeinen an und stellt in ihrer primitivsten Form einen nach innen und außen glattwandigen Sack mit weitem Lumen und dünner Wand dar (manche Dipnoer und Urodelen). Bei Anuren, und in viel weiterer Ausbildung bei gewissen Reptilien, entsteht durch einen vom centralen Lungenlumen ausgehenden, d. h. centrifugal gerichteten Sprossungs- oder Knospungsprozeß eine Zone randständiger, alveolenartiger Bildungen, welche in das bei höheren Formen immer mehr zunehmende, bindegewebige Stroma der Wände eindringen und so eine stetige Vergrößerung der Respirationsfläche erzeugen. Weiterhin kommt es dann noch zur Anlage von Bronchialröhren II. und III. Ordnung, welche vom centralen Lungenlumen (Stammbronchus) auswachsen und knorpelige Stützelemente erhalten können (Schildkröten, Krokodile).

Dem eben angedeuteten Bauplan folgen auch die Blutgefäße, sowie das intrapulmonale Knorpelgewebe, und mit diesen Verhältnissen sehen wir bereits den Typus der Säugetierlunge angebahnt. Andererseits kann man sich vorstellen, wie dadurch, daß die Seitenbronchien zweiter, dritter etc. Ordnung miteinander kommunizieren, Bildungen entstehen, die man in der Vogellunge als Pfeifen (Parabronchia) bezeichnet.

Eine weitere, schon bei Reptilien vorgebildete Eigentümlichkeit der Vogellunge bilden die, in früher Embryonalzeit entstehenden Ausstülpungen des Organes, die sogenannten Luftsäcke. Diese dienen nicht sowohl zur Vergrößerung der Atemfläche, als vielmehr, nach der Art von Blasebälgen wirkend, zum Einsaugen, Aufspeichern und Auspressen der Luft, kurz es handelt sich um einen Durchlüftungs- oder Ventilationsapparat.

Stets ist also das vom Darm, bezw. vom primären Lungsack auswuchernde entodermale Epithel für das Zustandekommen des respiratorischen Höhlensystems als das aktive, treibende Prinzip zu betrachten. Diesem gegenüber verhält sich das bindegewebig-muskulöse Stroma rein passiv, so daß jene Bildungen, welche bronchipetal wachsende Septa oder Scheidewände vortäuschen, nur als solche Lungenbezirke gelten können, welche von den stets bronchifugal gerichteten Hohlspalten nicht beeinflußt, sondern quasi als solide Randzonen nur ausgespart werden.

Bei allen Wirbeltieren entwickelt sich das Kanalsystem innerhalb der Lunge durch monopodiale, stets in caudaler Richtung fortschreitende Verzweigung eines das ganze Organ durchziehenden Hauptkanales, des intrapulmonalen Bronchus (Mesobronchus, Stammbronchus), welcher eine direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus repräsentiert.

Die physiologische Bedeutung der Abdominalporen ist noch keineswegs klar, und es läßt sich vorderhand nur behaupten, daß sie eine uralte, schon von den Vorfahren der Cyklostomen erworbene, wahrscheinlich zum Urogenitalsystem in Beziehung stehende Einrichtung darstellen.

Das ganze Cölom der Wirbeltiere ist ausgekleidet von einer serösen Haut, an welcher man ein parietales Blatt, sowie viszerale, die verschiedenen Eingeweide umhüllende Blätter unterscheiden kann.

Auf dreierlei Art kann das Cölom nach außen kommunizieren, 1. durch die Nephrostomen, 2. durch das Ostium abdominale des weiblichen Eileiters und 3. durch die in der Nähe der Urogenitalöffnung, resp. Analöffnung mündenden Pori abdominales. Letztere, welche paarig oder unpaar sein können, finden sich bei vielen Fischen und Dipnoern. Ob die bei Cheloniern und Krokodiliern vorkommenden Peritonealöffnungen damit verglichen werden dürfen, ist nicht sicher zu entscheiden.

H. Organe des Kreislaufes.

(Gefäßsystem.)

Die Organe des Kreislaufes, welche sämtlich mesodermaler Abkunft sind, zerfallen in das **Herz**, die **Gefäße**, das **Blut** und die **Lympe**.

Das Herz stellt das Centralorgan des Gefäßsystems dar, besitzt muskulöse Wände, dient als Saug- und Druckpumpe und sorgt für die in regelmäßiger Weise sich vollziehende Bewegung der ernährenden Flüssigkeit, d. h. des die Gefäße durchströmenden Blutes. Die Blutgefäße zerfallen in solche, welche ihren Inhalt in das Herz ergießen (**Venen**) und in solche, die das Blut aus dem Herzen fortleiten (**Arterien**). Die letzteren führen in der Regel sauerstoffreiches (oxydiertes), helles, die ersteren kohlen säurereiches und mit anderen Stoffen der regressiven Metamorphose erfülltes, dunkles Blut. Allein diese Regel gilt nicht durchweg, insofern man dem allgemeinen Sprachgebrauch gemäß alle in das Herz mündenden Gefäße Venen und die aus demselben entspringenden Arterien nennt, mag der Inhalt derselben in chemischer Beziehung so oder so beschaffen sein.

Die Wand der Arterien ist im allgemeinen dicker, elastischer und viel reicher an glatten Muskelfasern, als diejenige der Venen, welche zum großen Teil in ihren Wandungen gar keine muskulösen, sondern nur bindegewebige, beziehungsweise elastische Elemente führen. Was aber manche Venen vor den Arterien voraus haben, das sind Klappen, welche in das Gefäßlumen einragend, mit ihrem freien Rand stets herzwärts gerichtet sind und so gegen die Rückstauung der Blutsäule wirken. Meist sind sie halbmondförmig gestaltet und derart angeordnet, daß sich jeweils zwei Klappen gerade gegenüber liegen.

Die letzten, feinsten Ausbreitungen der Gefäße nennt man **Haargefäße** oder **Kapillaren**. Ihre Wand besitzt eine echte Kontraktilität, welche in Gebilden begründet ist, die — analog der Anordnung der glatten Muskelfasern bei den großen Gefäßen — die endotheliale Kapillarwand ringförmig umgeben. Solche Gebilde sind verästigte, unter Nerveneinfluß stehende Muskelzellen, deren Körper zwar parallel zur Längsachse des Gefäßes stehen, deren feine Ausläufer aber senkrecht davon ausstrahlen und die Gefäßröhren umgürten, beziehungsweise faßreifenartig umklammern. Kurz es handelt sich bei der Kapillarkontraktion einerseits, sowie bei der Kontraktion der großen Gefäße andererseits um einen prinzipiell gleichen Vorgang.

Während sich nun der Blutstrom in einem allseitig geschlossenen Röhrensystem bewegt, gilt dies nicht in derselben gesetzmäßigen Weise für die **Lympe**. Wohl ist dieselbe häufig genug ebenfalls an geschlossene Bahnen (**Lymphgefäße**) gebunden, allein sie erfüllt auch die verschiedensten Spalten, Lücken und Hohlräume des Körpers und durchtränkt alle Gewebe. Später wird dies in einem besonderen Kapitel noch genauer zu besprechen sein, für jetzt mag die Bemerkung genügen, daß die Lympe des Wirbeltierkörpers einen doppelten Ursprung besitzt, nämlich in den Geweben (parenchymatöse Quelle) und im Darm (Chylusquelle).

Im Blute unterscheidet man 1. das Plasma und 2. Formelemente, die **Blut-** und **Lymphzellen**. Für die ersteren, welche eine membranöse Hülle, aber keinerlei Protoplasmastruktur besitzt, wird der Name „rote“ Blutzellen (Erythrocyten) oder Blutkörperchen gebraucht. Synonyma für Lymphzellen sind: weiße oder farblose Blutzellen, oder Blutkörperchen, Leukocyten, Lymphkörperchen, Phagocyten. Im Lymphplasma finden sich nur Lymphzellen.

Außer den Erythrocyten und Leukocyten kommt dem Blut noch ein drittes Formelement zu, nämlich die sogen. **Blutplättchen** (Thrombocyten). Sie bestehen aus flachen, blassen farblosen Scheiben mit Kern und Protoplasma, sind amöboider Bewegung fähig und zeigen bei der Blutgerinnung eigenartige, charakteristische Veränderungen, welche die roten und farblosen Blutzellen nicht besitzen. Gleichwohl deutet Vieles darauf hin, daß sie als Abschnürungen roter und weißer Blutzellen zu betrachten sind.

Die roten Blutzellen der Fische, Amphibien und Sauropsiden sind oval, bikonvex und haben einen Kern, welcher das ganze Leben hindurch persistiert.

Unter allen Mammalia besitzen nur die Tylopoden ovale (kernlose) Blutkörper, bei allen übrigen sind es kernlose, napf- oder glockenförmige Gebilde, die große Neigung haben bei der Abkühlung zu bikonkaven Scheiben zusammenzuschumpfen. An Körperstellen, wo eine Neubildung von roten Blutzellen das ganze Leben fortdauert, treten kernhaltige Blutzellen auf. Solche Bildungsstätten sind in erster Linie das Knochenmark. Ob und inwieweit auch die Leber, die Lymphdrüsen und die Milz an der Bildung von Erythrocyten beteiligt sind, müssen künftige Untersuchungen zeigen.

Tabelle über die verschiedenen Größe- und Zahlenverhältnisse der roten Blutkörperchen.

Amphiuma	75 μ	Salamandrin	25—37 μ
Proteus und Meno-branchus	58 „	Schildkröten	24—26 „
Siren lac.	c. 60 „	Eidechse	15—16 „
Cryptobranchus	47 „	Anuren	22—25 „
Menopoma	47—48 „	Fische	5—23 „
Protopterus	40—46 „	Vögel	12—15 „
Axolotl	44 „	Säugetiere	2,5—9—10 „

In einem Kubikmillimeter Blut besitzen :

Menopoma	138,600	Blutzellen
Frösche	229,000	„
Fische (Petromyzon)	362,889—500,000	„
Vögel	1,000,000—4,000,000	„
Säuger (verschiedene Gruppen)	3,000,000—18,000,000	„

Das Herz ist, wie früher bereits erwähnt, in einen Sack, den sogen. Herzbeutel (Pericardium) eingeschlossen. Derselbe ist von einer serösen Membran ausgekleidet, an der man ein parietales und ein viszeriales Blatt unterscheiden kann (Fig. 271). Letzteres überzieht das Herz selbst, und zwischen beiden Blättern findet sich ein mehr oder weniger weiter, zum Teil von Flüssigkeit (Liquor pericardii) erfüllter Lymphraum (Cavum pericardii), der als ein Abkömmling des vorderen Abschnittes des Cöloms zu betrachten, in der Regel aber in postembryonaler Zeit gänzlich davon abgeschnürt ist.

Hinsichtlich seiner Struktur stimmt das Herz im wesentlichen mit den größeren Gefäßen überein, an welchen man ebenfalls eine epitheliale Innenschicht, eine muskulöse und elastische Mittelschicht und endlich eine bindegewebige, perivaskuläre, Lymphräume einschließende Außenschicht unterscheiden kann. Diese drei Schichten werden auch kurzweg als **Intima**, **Media** und **Adventitia** bezeichnet und entsprechen dem Endocard, Myocard und Pericard.

In frühen Embryonalstadien der höheren Tiere, sowie zeitlebens bei niederen Vertebraten (größter Teil der Anamnia), liegt das Herz, wie bereits erwähnt, in der vordersten Cölomregion, später aber — und dieser Vorgang besitzt ebenfalls wieder seine phylogenetische Parallele — finden mit der schärferen Herausbildung der einzelnen

Körperregionen, wie namentlich eines Halses, mehr oder weniger bedeutende Wachstumsverschiebungen statt, wodurch das Herz mehr distal-, d. h. caudalwärts zu liegen kommt.

Ursprünglich stellt das Organ, wie dies oben schon angedeutet wurde, nur eine einfache Blut- oder Gefäßröhre dar, und die propulsatorische Tätigkeit derselben erfolgt in frühen ontogenetischen Stadien rein peristaltisch. Später aber wird die anfänglich auf jede Zone in gleicher Weise verteilte Bewegung von bestimmten Abschnitten des Herzens besorgt, die man als Vorhof (Atrium) und als Hof (Ventriculus) bezeichnet, und welche unter Beihilfe von Ventilapparaten, sogenannten Atrioventricular- und als Semilunarklappen, dem unter die Muskelpresse gelangenden Blut stets nur eine bestimmte, vom Atrium nach dem Ventrikel gehende Stromrichtung gestatten und jegliche Rückstauung verhindern. Aus dem Gesagten erhellt, daß das Atrium die für den Eintritt des Blutes bestimmte venöse, der Ventrikel die auf den Austritt des Blutes berechnete, arterielle Herzabteilung darstellt.

Am venösen Abschnitt bildet sich durch Vereinigung der zuführenden Körpervenien noch ein selbständig pulsierender Behälter, der sogenannte **Sinus venosus**, welcher sich anfangs mit sehr weiter Mündung in den Vorhof öffnet, später aber durch Vorwachsen der umgebenden Muskelfalten nur durch eine engere Pforte damit in Verbindung bleibt. Dabei legen sich die atriale und die Sinuswand eine Strecke weit aneinander, wodurch zwei scharf umrandete, ins atriale Lumen vorspringende Falten, die beiden Sinuskappen, entstehen.

Wie dies soeben vom Vorhof des Herzens ausgeführt wurde, so findet sich auch in der Fortsetzung des Ventrikelabschnittes noch eine besondere Bildung, der sogen. **Conus arteriosus** oder **Bulbus cordis**. Er besitzt als richtiger Herzabschnitt quergestreifte Muskulatur, und in seinem Innern finden sich in Längsreihen angeordnete Klappen, welche aus ursprünglichen Längswülsten hervorgegangen zu denken sind. An den Conus schließt sich der Anfangsteil des arteriellen Gefäßsystems als **Truncus arteriosus** mit glatter Muskulatur an. Auch er kann eine bulbosartige Anschwellung zeigen, die von dem Bulbus cordis wohl zu unterscheiden ist, und die, wie es scheint, ontogenetisch später zur Ausbildung kommt, als der Conus.

Der ursprünglich einheitliche, später aber in seinem distalen Abschnitt durch einwachsende Scheidewände mehrfach geteilte Truncus arteriosus verlängert sich in ein starkes arterielles Gefäß, die ventrale Aorta, und diese gibt rechts und links in symmetrischer Reihenfolge eine größere Zahl von Querästen (Fig. 274 Ab) ab, welche je zwischen zwei Kiemenlöchern (KL) verlaufen, sich daselbst kapillär auflösen und sich jenseits derselben, nachdem sie zuvor Äste an den Kopf (Carotiden) abgegeben haben, jederseits zu einem Längsstamme (SS¹) vereinigen. Jene Queräste sind die **Vasa branchialia**, welche also je aus einem, venöses Blut führenden Vas afferens und einem arterielles Blut führenden Vas efferens bestehen. Speziell die Vasa efferentia sind es, die sich jederseits zu den oben erwähnten Längsstämmen sammeln und mittelst letzterer weiterhin die rechte und linke Wurzel der dorsalen Aorta (Fig. 274 A) bilden. Diese erstreckt sich an der ventralen Seite der Wirbelsäule als ein mächtiger, unpaarer Gefäß-Stamm dem ganzen Rumpf ent-

lang bis in die Schwanzspitze hinein und entsendet auf diesem ihrem Wege zahlreiche Äste zu den Körperwänden, den Eingeweiden und den Extremitäten. Auch erzeugt sie während der Embryonalzeit die hochwichtigen *Arteria vitellinae* s. *omphalo-mesentericae* zum Dottersack, sowie (abgesehen von den Fischen und Dipnoern) die Allantois-Arterien zum embryonalen Harnsack (Allantois).

Die *Arteria omphalo-mesentericae* breiten sich an der Oberfläche des Dottersackes aus und vermitteln die Respiration, indem das durch den Gasaustausch mit dem umgebenden Medium gereinigte Blut auf dem Wege der *Venae omphalo-mesentericae* zum Embryo zurückkehrt. Letztere verbinden sich mit den Allantoisvenen, sowie mit den Venen des Darmkanales und führen so eventuell zur Bildung einer *Vena portarum hepatis*, welche sich innerhalb der Leber in ein Kapillarnetz auflöst.

Aus der Vereinigung dieser venösen Leberkapillaren entstehen dann wieder größere Bahnen, welche zu den aus der Leber austretenden *Venae hepaticae* führen, und diese endlich ergießen sich in den *Sinus venosus cordis*. In diesen Sinus mündet auch von jeder Seite der *Ductus Cuvieri*, welcher aus dem Zusammenfluß der vorderen und hinteren Kardinalvenen entsteht, die das venöse Blut aus dem gesamten Körper, abgesehen vom Darmkanal, sammeln. Die Kaudalvene, welche direkt unter dem kaudalen Abschnitt der Aorta (*A. caudalis*) liegt, kann, wenn auch in der Regel nur indirekt, durch ein Nierenpfortader-System mit den hinteren Kardinalvenen verbunden sein (vergl. die später folgenden Abbildungen des venösen Systems).

Die weitere Entwicklung des Embryos kann auf folgende drei verschiedene Weisen erfolgen:

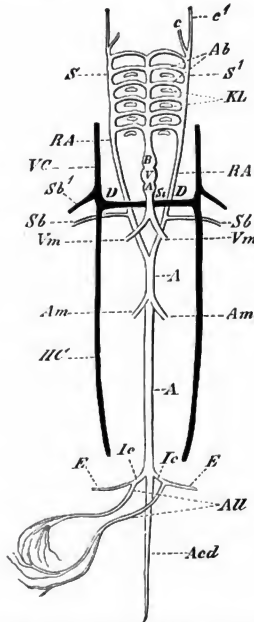


Fig. 274. Schematische Darstellung des embryonalen Gefäßsystems. Von den Venen sind nur die Kardinalvenen und die *Ductus Cuvieri* dargestellt. Die Portal-Systeme fehlen. *A* Atrium, *a*, *A* Aorta abdominalis, *Acd* Arteria caudalis, *All* Allantoisarterien (Art. hypogastricae), *Am* Arteriae omphalo-mesentericae, *B* Bulbus arteriosus, *c*, *c'* die Carotiden, *E*, *E'* Arteriae iliacae externae, *Ic*, *Ic'* Arteria iliaca communis, *KL* Kiemenlöcher, *RA*, *RA'* Radix dextra et sinistra Aortae, welche mittelst der Sammelgefäße *S*, *S'* aus den Branchialgefäßen *Ab*, deren Kapillarität nicht dargestellt ist, hervorgehen, *Sb* Arteria subclavia, *Si* Sinus venosus, *V* Ventrikel, *Vm* Venae omphalo-mesentericae, *VC*, *HC'* vordere und hintere Kardinalvenen, die bei *Sb'* die Vena subclavia aufnehmen und dann in die *Ductus Cuvieri* *D*, *D'* konfluieren.

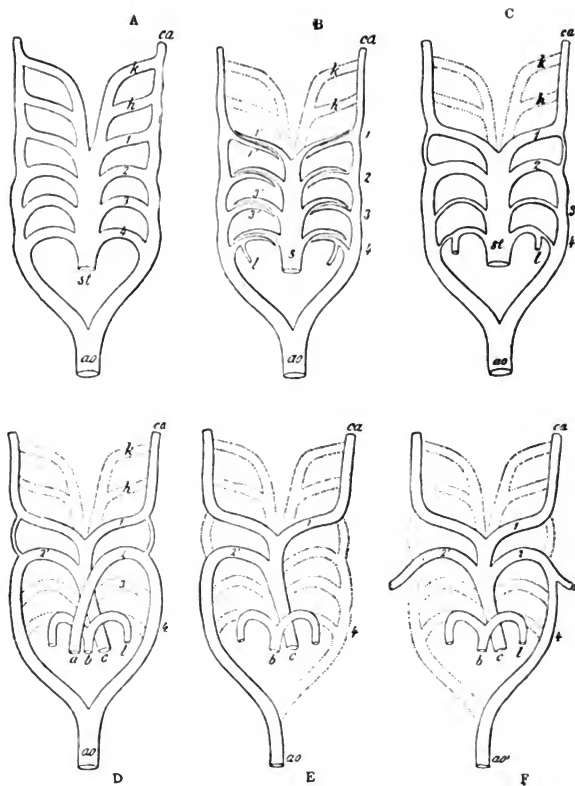


Fig. 275. Schema der Arterienbogen verschiedener Wirbeltiere. Nach Boss. A Embryonales Ausgangsstadium, B Fisch, C Urodel, D Reptil (Eidechse), E Vogel, F Säugetier. Die später wieder schwindenden Teile sind punktiert. *a*, *b*, *c* die Gefäße, in welche sich der ventrale Arterienstamm bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren teilt, *ao* dorsale Aorta, *ca* Carotis, *k* und *h* die zwei ersten (vordersten) embryonalen Bögen, welche fast stets wieder schwinden, *l* Arteria pulmonalis, *s* (in F) linke Arteria subclavia, *s* (in B) und *st* (in C) ventrale Aorta, *1*–*4* die vier weiter hinten liegenden Bögen, *1'*–*3'* erste und dritte Arteria branchialis afferens, *1''* und *3''* die entsprechenden Arteriae branchiales efferentes, *2* in D und F zweiter Bogen der linken Seite, *2'* in D, E und F zweiter Bogen der rechten Seite.

1. Der Embryo verläßt das Ei und beginnt ein Wasserleben (Anamnia), wobei ausschließlich der Kiemenkreislauf für die Erneuerung des Blutes, d. h. für die Respiration, sorgt, und die Allantois, falls es sich um Amphibien handelt, in ihrer Gesamtheit zur Harnblase wird.

2. Bei den Amnioten erfahren mit der sich herausbildenden Luft- (Lungen-) Atmung die Kiemengefäße eine Modifikation, resp.

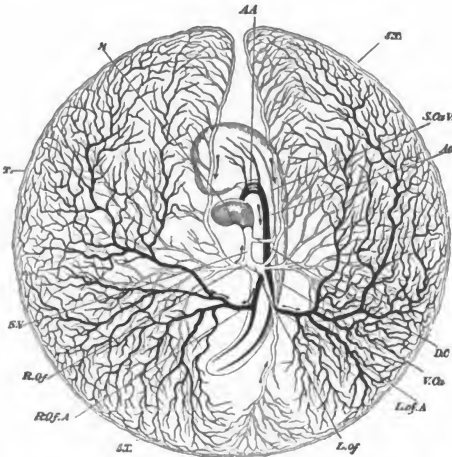


Fig. 276. Schema des Gefäßsystems des Dottersackes vom Hühnchen am Ende des dritten Brüttages. Nach Balfour. *AA* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliteriert, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äußere, von seinem distalen Ende aus in die innere Carotis fort, *AO* Rückenarterie, *DC* Ductus Cuvieri, *H* Herz, *L.Of.A* linke Dottersackarterie, *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottersackvene, *R.Of.A* rechte Dottersackarterie, *ST* Sinus terminalis, *S.CaV* obere, *V.Ca* untere Kardinalvene, *SV* Sinus venosus. Die Venen sind in doppelten Konturen angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimbildung ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

Reduktion, und dasselbe gilt für die Allantois, welche sich sogar gänzlich zurückbilden und schwinden kann (gewisse Reptilien, alle Vögel [vergl. das Harnsystem]).

3. Die dritte, ebenfalls die Amnioten betreffende Möglichkeit endlich ist die, daß der Embryo noch längere Zeit ein intrauterines Leben führt, und daß seine Allantoisgefäße, unter Bildung der sogenannten **Chorionzotten**, in die Uteruswand einwuchern, um dort die innigsten, auf den Gasaustausch und auf die fetale Ernährung berechneten Beziehungen zu dem mütterlichen Gefäßsystem zu gewinnen. Kurz, es kommt zur Bildung eines **Placentarkreislaufes**.

Mit der Herausbildung der Lungenatmung treten an dem anfangs so einfach gestalteten Herzen tief eingreifende Veränderungen auf, die aber schließlich alle zu dem Resultate führen, daß die ursprünglichen zwei Abteilungen eine Trennung in zwei weitere Abschnitte, nämlich noch in ein Atrium und noch einen Ventrikel, erfahren, kurz, daß es zur Vierteilung des Herzens kommt. Zugleich werden der Sinus venosus und der Conus arteriosus mehr oder weniger in den rechten Vorhof, resp. in den rechten Ventrikel

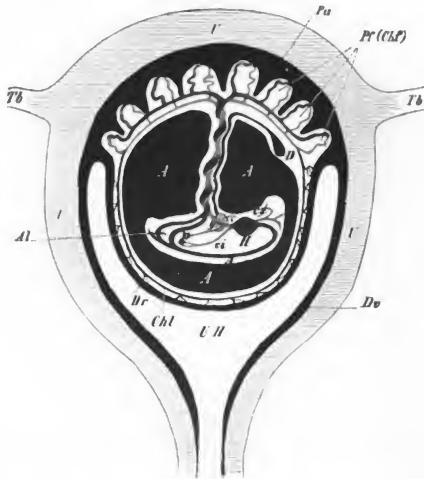


Fig. 277. Schematisches Durchschnitsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen. *A, A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion. Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *Al* Allantoisarterien (Art. umbilicalis), *Ao* Aorta, *Chl* Chorion laeve, *ci* und *ca* Vena cava inferior und superior, *D* das radimentäre Dotterbläschen, *Dr* Decidua reflexa, *De* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *H* Herz, *p* Vena portarum, *Pl* Placenta fetalis (Chorion frondosum), *Tb*, *Tb* Tuben, *U* Uterus, *UH* Uterushöhle. † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber.

mit einbezogen. Man kann also nun eine **rechte Herzhälfte**, welche nur venöses, und eine **linke Herzhälfte**, welche nur arterielles Blut führt, unterscheiden, und es ist die Möglichkeit gegeben, daß das durch ein neu entstandenes Gefäß (**Art. pulmonalis**) aus dem rechten Ventrikel in die Lungen geworfene, venöse Blut, nachdem es hier oxydiert worden ist, durch besondere Bahnen (**Venae pulmonales**) wieder zum Herzen, und zwar zur linken Hälfte desselben, zurückkehren kann, um dann erst von hier aus durch die **Aorta** in den Körperkreislauf zu gelangen.

Weder bei Sauropsiden, noch bei Mammalia funktionieren, wie schon früher betont wurde, die Kiemengefäße zu irgend einer Entwicklungsperiode als solche; dagegen werden sie, soweit sie persistieren, zu wichtigen Gefäßstämmen des Kopfes und Halses (Carotiden), der vorderen Gliedmaßen (Aa. subclavia) und der Lungen (A. pulmonalis). Ferner stehen sie in allernächster Beziehung zur Bildung der Aortenwurzeln, von welchen sich beide, oder nur eine erhalten können (Fig. 275).

Die ursprüngliche Zahl der arteriellen Kiemenbogen ist sechs, wovon die vordersten zwei, welche im Bereich des mandibularen, resp. hyoidealen Bogens liegen, schon in der Embryonalzeit fast immer wieder verschwinden. Bei caducibranchiaten Amphibien (inkl. Anuren) und bei den Amnioten verschwindet auch wieder der fünfte Arterienbogen, während der dritte zum Carotidenbogen wird. Aus dem vierten gehen beiderseits (Amphibien, Reptilien) oder nur auf einer Seite (Vögel, Säuger) der Aortenbogen, und aus dem sechsten die Lungenarterie (A. pulmonalis) hervor.

Von den Dipnoern an aufwärts werden die hinteren Kardinalvenen in funktioneller Beziehung mehr oder weniger vollständig durch ein großes, unpaares Gefäß, die hintere Hohlvene (V. cava posterior), ersetzt. Sie öffnet sich unabhängig von andern Gefäßen in den rechten Vorhof (vergl. später den venösen Kreislauf).

Das Herz und seine Gefäße.

Fische¹⁾.

Während dem *Amphioxus* ein differenziertes Herz, im Sinne der übrigen Vertebraten, abgeht, ist es bei den anderen Fischen gut entwickelt und liegt weit vorne in der Rumpfhöhle, gleich hinter dem Kopf. Stets ist es nach einem und demselben Grundtypus gebaut, wie ich ihn oben geschildert habe. Man unterscheidet also eine Kammer (Fig. 278 A, V) und eine Vorkammer, welche letztere aus einem Sinus venosus das Blut aufnimmt und sich seitlich zu den sogenannten Herzhöhlen (Auriculae cordis) ausbuchtet (Fig. 278 A, a, a). Entsprechend den verschiedenen physiologischen Aufgaben der beiden Abteilungen besitzt der Vorhof eine schwächere, der Ventrikel dagegen durchweg eine stärkere, nach innen netzartig, oder auch mit größeren Balken (Trabeculae cordis), vorspringende Muskulatur, eine Einrichtung, die für die ganze Tierreihe gilt (Fig. 279).

An der Verbindungsstelle zwischen Kammer und Vorkammer, am sogenannten Ostium atrio-ventriculare, findet sich ein Klappenapparat (Valvulae atrio-ventriculares), der ursprünglich aus zwei Klappen besteht. Dieselben können sich aber weiterhin noch teilen.

¹⁾ Bezüglich der eigenen Gefäße des Wirbeltier-Herzens, welche aus den Vasa efferentia der Kiemengefäße, bezw. aus der Aorta stammen, will ich nur bemerken, daß sie sich bei sämtlichen Hauptgruppen der Wirbeltiere finden. Im speziellen existieren viele Verschiedenheiten, sowohl nach ihrem Ursprung als nach ihrem Verlauf und ihrer Verteilung auf die einzelnen Herzabschnitte.

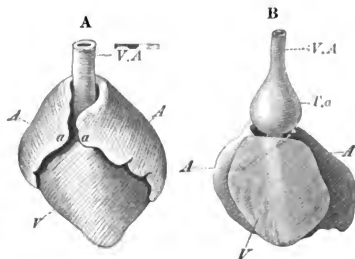


Fig. 278.

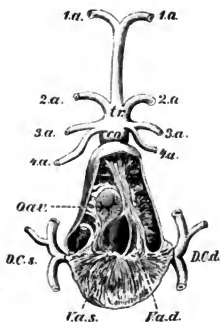


Fig. 279.

Fig. 278. Verschiedene Fischherzen. A vom Hammerhai, B vom Wels (*Silurus glanis*). A. A Atrium, a, a Auriculæ cordis, T.a Truncus arteriosus, V.A. Ventrale Aorta, V Ventrikel.

Fig. 279. Herz von *Acanthias vulgaris* von hinten. Natürliche Größe. Nach C. Röse. Der obere Vorhofsteil ist abgelöst und zurückgeschlagen, um den Einblick ins Innere desselben zu gewähren. Co Conus arteriosus, D.C.d Ductus Cuvieri dexter. D.C.s Ductus Cuvieri sinister, O.a.v Ostium atrio-ventriculare commune, tr Truncus arteriosus, V.a.d und V.a.s rechte und linke Sinusklappe, 1.a, 2.a, 3.a, 4.a 1., 2., 3., 4. Kiemenarterien.

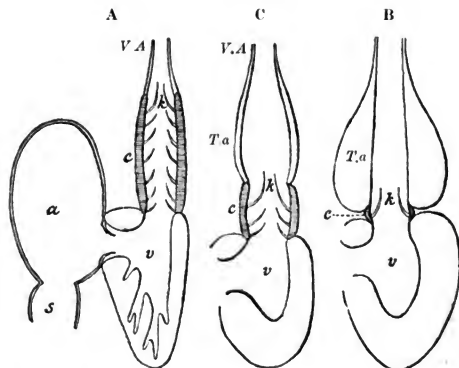


Fig. 280. Schematischer Längsschnitt durch das Herz verschiedener Fische. Nach Boas. A Fisch mit gut entwickeltem Conus arteriosus (Selachier), B *Amia*, C Teleostier. In B und C sind der Sinus venosus und das Atrium nicht angedeutet. a Atrium, T.a Truncus arteriosus, c Conus arteriosus, k Klappen, s Sinus venosus, V.A. ventrale Aorta, v Ventrikel.

Zahlreiche, in Reihen angeordnete Klappen existieren in dem muskulösen Conus arteriosus. Am zahlreichsten finden sie sich bei Selachiern und Ganoiden, allein es macht sich bei den am meisten rückwärts, also gegen den Ventrikel zu liegenden Klappen bereits da und dort das Bestreben geltend, einen Reduktionsprozeß einzugehen. Nur die vorderste Klappenreihe wird hiervon nicht ergriffen, und diese ist es denn auch, welche der einzigen, zwischen Ventrikel und Truncus arteriosus liegenden Klappenreihe der Teleostier entspricht. Hand in Hand damit kann auch der Conus arteriosus der Teleostier eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren, bezw. (bei ausgewachsenen Exemplaren) in den Ventrikel mit hineinbezogen sein, so daß er häufig direkt an den Ventrikel stößt (Fig. 280 B und C).

Das Herz der Fische führt nur venöses Blut und schickt dieses durch die Kiemenarterien in die Kiemenkapillaren, von wo es, nachdem die Oxydation stattgefunden hat, durch die Vasa efferentia („Kiemenvenen“) wieder ausgeführt wird, um endlich von hier aus in die Aortenwurzeln zu gelangen.

Dipnoi.

Auch bei den Dipnoern liegt das Herz weit vorne im Cölon, gegen den Kopf zu, allein es zeigt, entsprechend der hier neben der Lungenatmung bestehenden Kiemenatmung, schon eine höhere, zwischen die Fische (Selachier) und Amphibien eingeschobene Entwicklungsstufe, welche bereits eine Trennung des venösen und arteriellen Blutstromes anbahnt. Eine Schilderung der spezielleren Verhältnisse würde den Rahmen dieses Buches überschreiten.

Amphibien.

Mit Ausnahme der Gymnophionen, wo das Herz weit nach hinten gerückt erscheint, finden wir es bei allen übrigen Amphibien noch sehr weit vorne im Thorax, ventral von den ersten Wirbeln, gelagert.

In den Sinus venosus ergießen sich die oberen Hohlvenen mit zwei getrennten Öffnungen, und von unten her mündet die untere Hohlvene. In letztere ergießen sich vorher schon die Lebervenen.

Die Lungenvenen¹⁾ konfluieren vor ihrer Ausmündung in den linken Vorhof zu einem Stamm (vergl. die Fig. 281).

Das Septum atriorum ist ausgebildet, allein bei Urodelen und Gymnophionen ist es mehr oder weniger durchlöchert, während es bei Anuren stets solid ist. Bei keinem Amphibium aber trennt das Septum die Atrien vollständig.

Die beiden Atrioventrikularklappen sind gut entwickelt, allein weder bei Anuren, noch bei Urodelen besteht ein durchgehendes Septum ventriculorum; dagegen wird der Ventrikelraum durch zahlreiche Muskellamellen und Muskelbalken in eine große Anzahl

¹⁾ Bei den lungenlosen Molchen (vergl. das Respirationssystem) fehlt die Vena pulmonalis gänzlich, und dasselbe gilt auch für das Septum atriorum. Die Arteria pulmonalis bleibt bestehen.

kleiner, untereinander kommunizierender Räume zerlegt, so daß er einen schwammigen, vielhöhligen Bau erhält¹⁾.

Wie bei Fischen, so schließt sich auch bei den Amphibien nach vorne zu an den Ventrikel ein mit Klappen versehener Conus und weiterhin ein Truncus arteriosus.

Der Truncus arteriosus der Urodelen enthält in seinem (proximalen) Anfangsteil einen einheitlichen, ungeteilten Hohlraum²⁾, der im weiteren Verlauf zunächst durch ein Septum horizontale

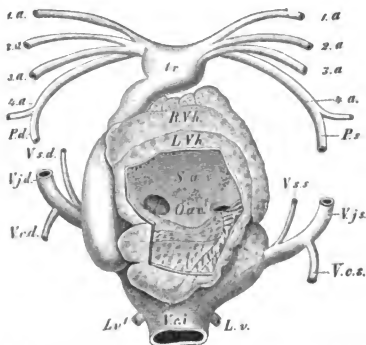


Fig. 281. Herz von *Cryptobranchus japonicus*, Ventralansicht. Natürliche Größe. Nach C. Röse. Die vordere Wand des linken Vorhofs ist entfernt. Man sieht das Septum atriorum (Sa) von vielen kleinen Löchern durchbohrt, besonders links oben, ferner sehr schön die Mündung der Lungenvene und das Ostium atrio-ventriculare (O.av). L.v., L.v¹ Die beiden Lungenvenen, welche in das linke Atrium (rechts von O.av) durch eine einzige Öffnung münden. L.Vh., R.Vh. Linkes und rechtes Atrium, Pd und Ps Linke und rechte Pulmonal-Arterie, tr Truncus arteriosus, V.c.d und V.c.s Vena cardinalis posterior dextra et sinistra, V.c.i Vena cava inferior, V.j.d und V.j.s Vena jugularis dextra et sinistra, V.s.d und V.s.s Vena subclavia dextra et sinistra, 1a—4a die vier Arterienbögen.

in das dorsale Cavum pulmonale und das ventrale Cavum aorticum zerfällt. Durch weitere Scheidewandbildungen differenziert sich das distale Truncusende in Räume, die sich in die Carotiden und Aorten fortsetzen.

Wie bei Dipnoërn, so funktionieren auch bei Amphibienlarven von den ursprünglich angelegten sechs Kiemenarterien jederseits die vier hinteren. Sie verhalten sich bei der, einen guten Typus darstellenden Larve von *Salamandra* folgendermaßen:

Die vordersten drei begeben sich zu ebenso vielen äußeren Kiemenbüscheln, wo sie sich kapillär auflösen (Fig. 283 1, 2, 3). Aus dieser Kapillarität gehen drei Kiemenvenen (I—III) hervor, welche sich

¹⁾ Jenes spongiöse Gefüge vermag die Mischung der beiden Blutarten bis zu einem gewissen Grade wenigstens zu verhindern.

²⁾ Bei Anuren ist die Teilung eine vollständige.

dorsalwärts wenden, um hier zusammenzufießen und jederseits die Aortenwurzel (*RA*) zu bilden. Die vierte (schwächere) Kiemenarterie geht zu keiner Kieme, sondern zu der aus der dritten Kiemenvene entspringenden *Arteria pulmonalis* (Fig. 283, 4, *Ap*). Letztere führt also weit mehr arterielles, als venöses Blut, und so wird die Lunge der Salamanderlarve ähnlich wie eine Schwimmblase sich verhalten und keiner respiratorischen Funktion fähig sein.

Aus der ersten Kiemenvene entspringt medianwärts die *Carotis interna* (*ci*), lateralwärts die *Carotis externa* (*ce*).

Letztere ist in ihrem Laufe nach vorwärts durch netzartige Anastomosen (†) mit der benachbarten ersten Kiemenvene (1) verbunden¹⁾.

Gegen das Ende der Larvenperiode prävaliert die zweite Kiemenvene bedeutend an Stärke, und auch der vierte Arterienbogen ist stärker geworden. Dieser liefert nun, unter gleichzeitiger Reduktion der Anastomose mit der dritten Kiemenvene, die Hauptmasse des Blutes für die Lungenarterie, d. h. jenes ist nun weit mehr venös als arteriell. Zuletzt sistiert die Kiemenatmung, und die Folge davon ist, daß die Anastomosen der Gefäßbögen nicht mehr durch Kapillarität, sondern direkt erfolgen (Fig. 284, 2, 3, 4). Schließlich löst sich die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gefäßbogen, und während jener zum Carotidensystem und dieser zur außerordentlich starken Aortenwurzel wird (Fig. 284 *ce*, *ci*, *RA*), bleibt zeit-

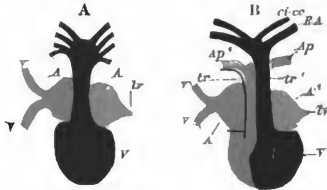


Fig. 282. A und B. Schema der Blutverteilung im Urodelen- und Anurenherzen. *A* Rechtes —, *A'* linkes Atrium, *lr*, *tr* bedeuten die Lungenvenen, *tr* Truncus arteriosus, bei Anuren in zwei Abteilungen *tr*, *tr'* getrennt. Durch *tr* fließt rein venöses Blut in die Lungenarterien *Ap*, *Ap'*, durch die Abteilung *tr'* aber strömt gemischtes Blut in die Carotiden *ci* und *ce*, sowie in die Wurzeln der Aorta *RA*; *V* Ventrikel, *v v* die in das rechte Atrium einmündenden Körpervenen.

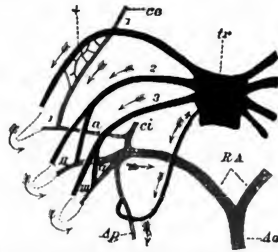


Fig. 283. Die Arterienbögen einer Salamanderlarve, leicht schematisiert. Nach J. E. V. Boas. *a, a* Direkte Anastomosen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und Kiemenvene, *AO* Aorta, *ce*, *ci* Carotis externa und interna, *I—III* die entsprechenden Venen, *RA* Radix Aortae, *tr* Truncus arteriosus, *I—4* die vier Kiemenarterien, wovon sich die vierte mit der *Arteria pulmonalis* (*Ap*) verbindet, † netzförmige Anastomosen zwischen der Carotis externa und der ersten Kiemenarterie („Carotislabyrinth“). Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

¹⁾ Jenes Gefäßnetz, ein „Rete mirabile“ hat man früher unpassenderweise als Carotisdrüse bezeichnet. Es schwindet beim erwachsenen Tier und wandelt sich in ein muskulöses Bläschen um.

lebens eine Anastomose (Fig. 284 †) zwischen dem zur starken Arteria pulmonalis werdenden vierten und dem zweiten, resp. dritten Gefäßbogen bestehen. Dies ist der Ductus arteriosus (Botalli).

Der dritte Bogen unterliegt bezüglich seiner Entfaltung den allergrößten Schwankungen, ja er kann sogar nur einseitig entwickelt sein oder auch ganz fehlen. In diesem Falle (Triton) sind also nur der I., II. und IV. Bogen vorhanden, und der IV. ist mit dem II. durch einen zarten Ductus Botalli verbunden. Der II. bildet allein für sich die Aorta.

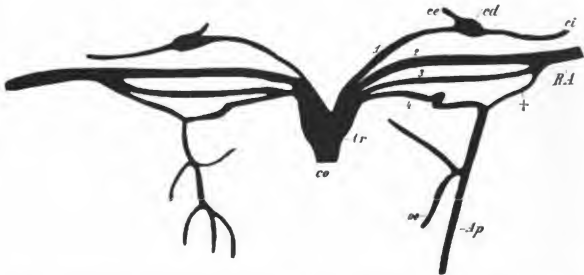


Fig. 284. Arterienbogen einer entwickelten *Salamandra maculosa*, ausgebreitet. Nach J. E. V. Boas. *cd* Carotisdrüse, *ce* Carotis externa, *ci* Carotis interna, *co* Conus, *oe* Ramuli oesophagi, *R.A* Radix Aortae, *tr* Truncus arteriosus, *1-4* die vier Arterienbögen. Der vierte Arterienbogen hat als Arteria pulmonalis (*Ap*) bedeutend an Ausdehnung zugenommen und hängt nur durch einen dünnen Ductus arteriosus (Botalli) (†) mit dem 2. resp. 3. Bogen zusammen.

Bei den Anurenlarven finden sich jederseits ebenfalls vier Kiemenarterien, allein sie stehen mit den zugehörigen Venen nur durch Kapillarität und nicht durch direkte Anastomosen in Verbindung. Die Folge davon ist, daß hier alles Blut oxydiert wird.

Beim erwachsenen Frosch ist der dritte Arterienbogen völlig obliteriert, und der erste vom zweiten ganz abgeschnürt. Alles übrige verhält sich wie bei *Salamandra*.

Reptilien.

Das Reptilherz rückt, wie dies für die Amnioten im allgemeinen gilt, während der Ontogenese weiter in die Brusthöhle hinab. Sein Hauptfortschritt dem Amphibienherzen gegenüber beruht in dem Auftreten einer Ventrikelscheidewand, mag dieselbe, wie bei Sauriern, Ophidiern und Cheloniern, noch unvollkommen sein, oder vollkommen, wie bei Krokodilen.

Das Septum atriorum ist stets solide, undurchbrochen und scheidet, da es sich viel tiefer als bei Amphibien herabsenkt, nicht allein die Vorhöfe vollständig voneinander, sondern es trägt auch zur Scheidung des bisher einheitlichen Ostium atrio-ventricu-

lare in zwei getrennte Öffnungen wesentlich bei. Jenes Tief-treten des Septum atriorum hat auch auf die Klappenverhältnisse insofern einen wichtigen Einfluß, als die hintere und vordere Taschenklappe miteinander verwachsen, und zwar in der Richtung von vorne nach hinten. Infolgedessen entsteht jederseits durch Vereinigung je einer vorderen und hinteren Hälfte der, durch das Vorhofsseptum halbierten, primären Taschenklappen eine neue Klappe. So existiert also bei Reptilien im Bereich jedes

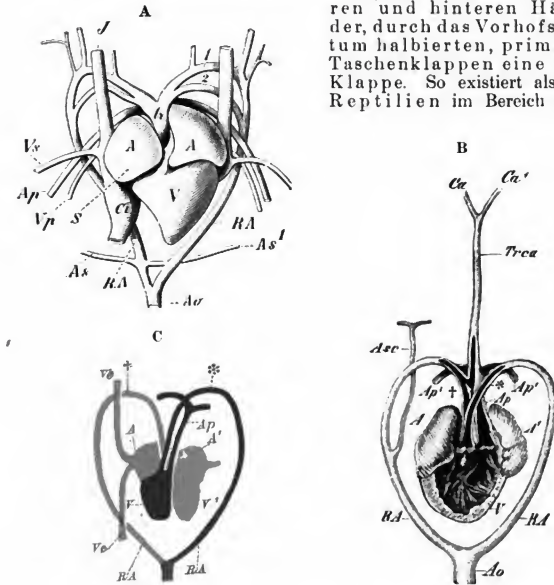


Fig. 285. A Herz einer *Lacerta muralis*, B eines großen *Varanus*, auf-geschnitten, C Schema des Reptilienherzens. A, A' Herzatrien, Ao Aorta, Ap, Ap', Vp Arteria und Vena pulmonalis, Asc, As Arteria subclavia, Ca, Ca' Carotiden, C_i Vena cava inferior, J Vena jugularis, V_s Vena subclavia. Diese drei Venen fließen in den Sinus venosus (S) zusammen. RA Radix Aortae, tr, Trca Truncus anonymus, V_c, V_e deuten in dem Herzschema C die V. jugul. und cava inferior an, V, V' Herz-ventrikel, 1, 2 erster und zweiter Arterienbogen, † und * rechter und linker Aorten-bogen. Die von S ausgehende punktierte Linie ist unter das Atrium dextrum (A) hinunter-gehend zu denken.

sekundären Ostiums eine neue Klappe, welche jederseits medial befestigt ist und ihren freien Saum der lateralen Kammerwand zu-wendet; man kann diese Klappen, entsprechend ihrer Stellung, bei Reptilien als rechte und linke bezeichnen. Die Muskeltrabekeln setzen sich an den vorderen und hinteren Endpunkten derselben fest.

Der Conus arteriosus wird in die Ventrikelmassen des Herzens miteinbezogen, so daß der Truncus arteriosus sich mehr oder weniger direkt an den Ventrikel anschließt. Jede Aortenwurzel bildet sich an ihrem Ursprung aus zwei miteinander anastomosierenden Gefäß-(Branchial-)Bögen (*Lacerta*, Fig. 285 A), oder nur aus einem (gewisse Saurier, Schlangen, Chelonier, Krokodilier,

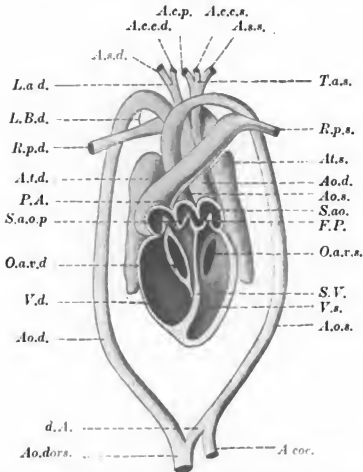


Fig. 286. Schema des Krokodilherzens, nach A. Greil. *A.o.d.(s.)* Aorta dextra (sinistra), *A.o.dors.* Aorta dorsalis, *A.c.c.d.(s.)* Arteria collateralis dextra (sinistra), *A.c.p.* Arteria carotis praevertebralis, *A.coc.* Arteria coeliaca, *A.s.d.(s.)* Arteria subelavia dextra (sinistra), *A.t.d.(s.)* Atrium dextrum (sinistrum), *d.A.* sogen. dorsale Anastomose der beiden Aortenwurzeln, *F.P.* Foramen Panizzae, *L.B.d.* Ligamentum Botalli dextrum, *O.a.v.d.(s.)* Ostium atrio-ventriculare dextrum (sinistrum), *P.A.* Pulmonalarterie, *R.p.d.(s.)* Ramus pulmonalis dexter (sinister), *S.a.o.* Septum aorticum, *S.a.o.p.* Septum aortico-pulmonale, *S.r.* Septum ventriculorum, *T.a.d.(s.)* Truncus anonymus dexter (sinister), *V.d.(s.)* Ventriculus dexter (sinister).

Fig. 285 B), aus welchem die Carotis direkt entspringt. Der linke und der rechte Aortenbogen kreuzen sich an ihrer Basis, so daß also der linke rechterseits und der rechte linkerseits entspringt.

Wie aus einer Betrachtung der Fig. 285 A, B, C und 286 klar hervorgeht, ist der in der Reihe der arteriellen Gefäßbögen am meisten rück-, d. h. kaudalwärts liegende Bogen die Lungenarterie (*A. pulmonalis*). In letztere, sowie auch in den linken Aortenbogen ergießt sich das venöse Blut des rechten Ventrikels (Fig. 285 B bei * und Fig. 286 bei *A.o.s.*).

Die Klappen am Anfang der großen Arterienstämme haben in der Reihe der Reptilien eine bedeutende Reduktion erfahren, denn es handelt sich am Ursprung der Aorta und der *A. pulmonalis* stets nur noch um eine einzige Reihe von Klappen, und dies gilt von nun an auch für alle übrigen Amnioten.

Während bei Batrachiern trotz der allmählich sich anbahnenden Einstülpung des Sinus venosus in den rechten Vorhof jener doch immer noch von außen als selbständige Herzabteilung sichtbar bleibt, verwischt sich dieses Verhältnis bei Reptilien mehr und mehr, so daß man äußerlich die Lage des Sinus weitaus in den meisten Fällen nur noch an den zuführenden drei Hauptvenenstämmen zu erkennen vermag. Gleichwohl aber bleibt er bei allen Reptilien noch als eine selbständige

Herzabteilung mit den zwei typischen, schlußfähigen Mündungskappen (vergl. Fig. 279) bestehen.

Letztere rücken mit ihren Mündungen näher zusammen, und zugleich erfährt der Sinus durch eine einspringende Falte (*Septum sinus venosi*) eine teilweise Scheidung in zwei ungleiche Hälften. Links münden der linke *Ductus Cuvieri*, rechts die untere Hohlvene und der rechte *Ductus Cuvieri*. Jene Scheidung des Sinus, welche bei Cheloniern kaum angebahnt, bei Krokodiliern dagegen gut ausgeprägt ist, wird bei Vögeln und Säugern vollständig durchgeführt.

Die Lungenvenen vereinigen sich vor ihrem Eintritt in den linken Vorhof stets zu einem Stamme.

Bei Krokodilen kommt es zum erstenmal in der Vertebratenreihe zum völligen Ausbau eines *Septum ventriculorum* und dadurch zur Bildung von zwei, mit eigenen, venösen und arteriellen Ostien versehenen Abteilungen. Mit anderen Worten: Die Scheidung der chemisch verschiedenen Blutströme ist bei den Krokodilen auch innerhalb der Ventrikelabteilung eine vollständige, derart, daß derselben durch das Ostium der Pulmonalis und der linken Aorta rein venöses, durch das Ostium der rechten Aorta rein arterielles Blut entströmt. Noch im Bereiche der beiden Aortenostien, im Grunde der Höhlungen der beiden septalen Aortenklappen, befindet sich jedoch eine Öffnung im *Septum aorticum*, durch welche arterielles Blut aus der rechten in die linke Aorta eintreten kann. Diese Öffnung ist das, nach einem seiner Entdecker genannte *Foramen Panizzae*. Der Körper- und der Lungenkreislauf sind somit bei den Krokodiliern, trotzdem die Tiere eine vollkommen ausgebildete Kammerwand besitzen, nur unvollkommen voneinander gesondert.

Vögel und Säuger.

Bei Vögeln und Säugern ist die Scheidung der Atrien und der Ventrikel stets eine vollkommene, und nirgends findet mehr eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes statt. Die Ventrikel spielen von jetzt ab durch stärkere Entfaltung den Atrien gegenüber die Hauptrolle; ihre Muskulatur ist äußerst kompakt und sehr stark geworden. Dies gilt insbesondere für den linken Ventrikel, der an seiner Innenwand mächtige Papillarmuskeln entwickelt, und um den der, von einer viel dünneren Muskelwand begrenzte, rechte Ventrikel halbmondförmig herumgebogen erscheint (Fig. 287, *Vd, Vg*).

Wie bei Säugetieren, so nimmt auch bei den Vögeln das rechte Atrium durch die obere und untere Hohlvene das Körpervenenblut, sowie das eigene Blut des Herzens durch die *Vena coronaria cordis* auf und ist durch eine wohl ausgebildete Klappe vom rechten Ventrikel abgegrenzt.

Bei Vögeln ähnelt diese rechte Atrioventrikularklappe derjenigen der Krokodile; sie ist sehr stark und muskulös, während sie bei den meisten Säugetieren aus drei membranösen Zipfeln besteht, deren Ränder durch sehnige Fäden (*Chordae tendineae*) mit papillenartigen, von der Herzwand ausgehenden Muskeln ver-

bunden sind. Diese Klappe wird bei den Säugetieren *Valvula tricuspidalis* genannt.

Die linke Atrio-ventricular-Klappe der Vögel und Monotremen besteht aus drei, die der übrigen Säuger dagegen nur aus zwei membranösen Zipfeln, und führt deshalb hier den Namen *Valvula bicuspidalis*. Drei halbmondförmige Taschenklappen finden sich bei Vögeln und Säugern am Ursprung der Aorta und der Arteria pulmonalis.

Bei Vögeln persistiert der rechte, bei Säugern der linke Aortenbogen. Der entsprechende Bogen der anderen Seite beteiligt sich in beiden Fällen am Aufbau der A. subclavia. So findet sich also sowohl bei Vögeln als bei Säugern nur ein einziger

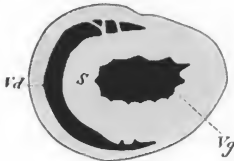


Fig. 287.

Fig. 287. Querschnitt durch den rechten (Vd) und den linken (Vg) Herzventrikel von *Grus cinerea*. S Septum ventriculorum.

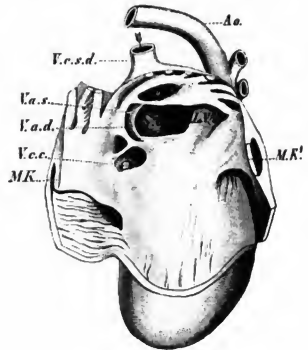


Fig. 288.

Fig. 288. Herz von *Anser vulgaris*. Natürliche Größe. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Die Wand des rechten Vorhofs und Ventrikels ist aufgeschnitten und nach rechts zurückgeschlagen. Man sieht links vom Limbus fossae ovalis (Vicussseni) (L.Vi), nach links sich hinüber erstreckend, das Spatium intersepto-valvulare. Die beiden Sinusklappen sind vollständig nur noch in der Umrandung der unteren Hohlvene vorhanden. Außer dem unteren Sinusseptum, welches die linke obere Hohlvene abseidet, findet sich hier noch ein quer von einer Klappe zur anderen verlaufendes, oberes Sinusseptum, welches die Mündung der rechten oberen Hohlvene abseidet. Ao Aorta, M.K. Muskelklappe, M.K' vorderer Ansatz der Muskelklappe an der Ventrikelwand, V.a.s. und V.a.d. die zwei Sinusklappen, welche die Einmündung der Vena cava inferior begrenzen, V.c.c. Vena coronaria cordis, V.c.s.d. Vena cava superior dextra.

Aortenbogen. Bei beiden, genau wie bei Amphibien, geht aus dem hintersten branchialen Arterienbogen die Arteria pulmonalis hervor.

Die Pulmonalvenen, von denen bei den Säugern je zwei von einer Lunge kommen, öffnen sich nahe nebeneinander in das linke Atrium.

Der Sinus venosus zeigt sich bei Vögeln, in noch viel stärkerem Grade aber bei Säugern, rückgebildet, und Hand in Hand damit unterliegen auch die Einmündungen der ihr Blut in das rechte Atrium ergießenden Venen bei Vögeln den mannigfachsten Variationen. Von den Sinusklappen erhalten sich im Bereich jener Mündungen mehr

oder weniger deutliche Reste, die bei den Säugetieren unter dem Namen der *Valvula venae cavae inferioris* (Eustachii) und *Valvula sinus coronarii* (Thebesii) aufgeführt zu werden pflegen; zum Teil verwachsen sie auch mit dem *Septum atrium*.

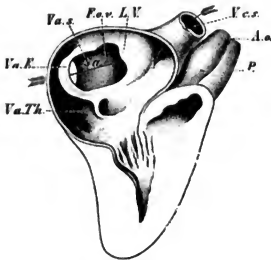


Fig. 289.

Fig. 289. Fetalherz von *Homo sapiens* aus dem achten Monat. Natürliche Größe. Ansicht von rechts. Nach C. Röse. Ventrikel- und Vorhofswand zum Teil entfernt. Rechter Vorhof sehr ausgedehnt. Linke Sinusklappe (*Va.s.*) mit dem *Septum atrium* verwachsen. *A.o.* Aorta, *F.o.v.* Foramen ovale, *L.V.* Limbus fossae ovalis (Vieussenii), *P.* A. pulmonalis, *Sg.* *Septum atrium*, *V.c.s.* V. cava superior. Die *Valvula sinus coronarii* (Thebesii) (*Va.Th.*) steht in direktem Zusammenhang mit der *Valvula venae cavae inferioris* (Eustachii) (*Va.E.*).

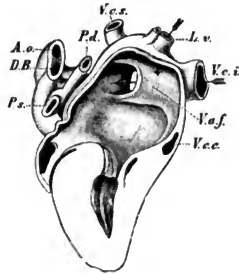


Fig. 290.

Fig. 290. Fetalherz von *Homo sapiens* aus dem achten Monat. Natürliche Größe. Ansicht von links. Nach C. Röse. Man sieht hier das *Septum atrium* oder die *Valvula foraminis ovalis* (*Va.f.*) ringsum in direktem Zusammenhang mit der Muskelwand des linken Vorhofs. *A.o.* Aorta, *D.B.* Ductus arteriosus (Botalli), *L.v.* Lungenvene, *P.d.* und *P.s.* A. pulmonalis, *V.c.c.* Querschnitt durch die *Vena coronaria cordis*, *V.c.i.* Vena cava inferior, *V.c.s.* Vena cava superior.

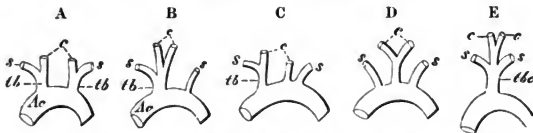


Fig. 291. Fünf verschiedene Modifikationen der aus dem *Arcus Aortae* entspringenden großen Gefäße. *Ao* Aortenbogen, *c* die Carotiden, *s* Arteriae subclaviae, *tb* Truncus brachio-cephalicus, *tbc* Truncus brachio-cephalicus communis.

Sowohl bei Vögeln, als bei Säugetieren findet in embryonaler Zeit eine sekundäre Durchbrechung des *Septum atrium* statt, so daß beide Atrien durch eine oder mehrere Öffnungen miteinander in Verbindung stehen, und das venöse Blut aus dem rechten direkt in den linken Vorhof überströmen kann. Bei Sauropsiden und Monotremen schließen sich die betreffenden Öffnungen später wieder durch Endocardwucherungen, während bei den höheren Säugetieren, in Anpassung an den Placentarkreislauf, durch komplizierte

Wachstumsvorgänge ein sekundäres, ringförmiges Hilfsseptum entsteht. Dieses ganz sekundär entstandene, aus verschiedenen Anlagen sich zusammensetzende Gebilde bezeichnete die bisherige Terminologie als Vorhofsseptum κατ' ἐξοχήν, während das eigentliche Vorhofsseptum als Valvula foraminis ovalis benannt wurde. Die Ansicht, als habe an dem innerhalb des Anulus fossae ovalis (Vieussenii) liegenden Raum früher ein Loch, das erst sekundär durch die Valvula for. ov. bedeckt wurde, — ein „Foramen ovale“ — bestanden, ist somit durchaus unrichtig.

Bezüglich des Ursprungs der Carotiden und Subclavien aus dem Aortenbogen herrschen bei den Säugetieren sehr große Verschiedenheiten, welche im wesentlichen darin bestehen, daß die betreffenden Gefäße entweder getrennt bestehen, oder in den aller mannigfachsten Verbindungen miteinander getroffen werden. So kann es sich, je nach den verschiedenen Tiergruppen, jederseits um einen Truncus brachiocephalicus (Fig. 291 A), oder um einen unpaaren Truncus brachiocephalicus communis (E), oder endlich um einen gemeinsamen Carotidenstamm und einen jederseits getrennten Ursprung der Subclavia (D) etc. etc. handeln.

Arteriensystem.

Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, daß bei allen Wirbeltieren ein großes, subvertebral gelegenes, in der Längsachse des Körpers verlaufendes Gefäß, die dorsale Aorta, existiert, und daß letztere aus dem Zusammenfluß der Kiemenvenen hervorgeht. Aus letzteren bilden sich aber auch die für den Hals und den Kopf bestimmten Carotiden. Von den Amphibien aufwärts entspringen die beiden Carotiden aus einem gemeinsamen Stamme, aus der Carotis communis. Aus dieser geht die sogen. Carotis interna zum Gehirn; die Carotis externa verbreitet sich im Bereich der äußeren Kopfsphäre (Gesicht, Zunge, Kaumuskeln etc.).

Die in die vordere Extremität eintretende Subclavia zeigt einen sehr unbeständigen, bald symmetrischen, bald asymmetrischen Ursprung. Sie entsteht entweder noch im Bereich der Kiemengefäße, oder aus den Aortenwurzeln, oder auch erst aus dem Aortenstamm.

Auf die freie Extremität übertretend, wird die A. subclavia zur A. axillaris und weiterhin zu der Arterie des Oberarmes, A. brachialis. Diese endlich zerfällt in zwei, für den Vorderarm bestimmte Zweige, die A. ulnaris und radialis, aus welchen in der Vola manus der Primaten der hohe und der tiefe Hohlhandbogen, sowie die Fingerarterien hervorgehen.

Das Verhalten bei niederen Formen, sowie gewisse Entwicklungsstufen in der Ontogenese bei den Säugetieren und dem Menschen beweisen, daß jene Gefäße aus netzartigen Bildungen hervorgehen, die vorzugsweise in der Umgebung der größeren Nervenstämme auftreten. Der Hauptstrom ist also nichts anderes, als ein stärker entwickelter Teil eines, ab origine zusammenhängenden Kanalsystems, das sich speziell in der Axillargegend ursprünglich aus segmental angeordneten, durch Längsanastomosen verbundenen Gefäßen aufbaut.

Was nun die Vorderarmarterien betrifft, so hat man — darauf weisen Amphibien, Reptilien und auch ontogenetische Durchgangsstadien gewisser Säuger hin — von einer primitiven Form auszugehen, bei welcher sich ein axial zwischen den beiden

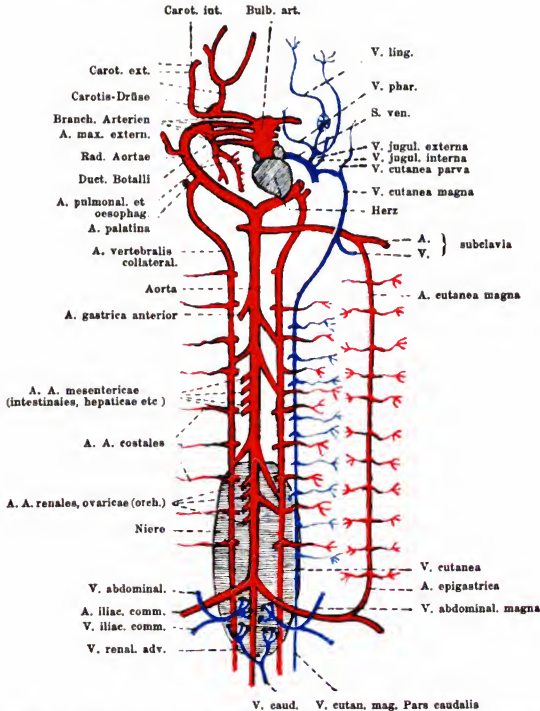


Fig. 292. Arteriell (z. T. auch venöses) Gefäß-System von *Salamandra maculosa* und *Triton taeniacus*, mit Zugrundelegung der Abbildungen von Beithge.

Skelettelementen des Vorderarmes verlaufendes Gefäß distal in der Hand ausbreitet. Dies ist die *Arteria interossea interna*, welche der *Peronea* des Unterschenkels entspricht. Auf dieses *Interossea*-Stadium folgt in der Phylogenese dasjenige der *Arteria mediana*.

Als das Medianastadium noch florierte, wie dies bei den Beuteltieren und zum Teil, wenn auch in weniger reiner Form, bei den meisten Carnivoren heute noch der Fall ist, stellte die betreffende Arterie die axiale Fortsetzung der *Arteria brachialis* und zugleich das, auch die Hand und die Finger ausschließlich versorgende Hauptgefäß des Vorderarmes dar. Erst später kam es zur Entstehung einer *A. radialis* und *ulnaris*, bezw. durch mediano-ulnare und mediano-radiale Anastomosenbildungen zur Bildung eines tiefen und hohen Hohlhandbogens. Mit der Herausbildung dieser neuen Gefäßbahnen fiel die *Mediana* einer mehr oder weniger großen Rückbildung anheim, und die *A. radialis*, vor allem aber die mächtige *A. ulnaris*, traten in den Vordergrund.

Aus der dorsalen Aorta, an welcher man bei höheren Vertebraten eine vordere Abteilung, die *Pars thoracica*, und eine hintere, die *Pars abdominalis*, unterscheiden kann, entspringen die, die Leibesdecken, sowie die Brust- und Baueingeweide versorgenden *Arteriae intercostales*, *lumbales* und *intestinales*. Letztere zerfallen wieder in zwei Hauptgruppen, d. h. in solche, welche für den *Tractus intestinalis* mit der Milz und den drüsigen *Adnexa* (Leber, Pankreas), und in solche, welche für das Urogenitalsystem bestimmt sind. Beide unterliegen in ihren einzelnen Zweigen den allergrößten Schwankungen nach Zahl und Stärke. So unterscheidet man bald eine einzige *A. coeliaco-mesenterica*, bald eine getrennte *Coeliaca* und eine, oder mehrere *Arteriae mesentericae*, *intestinales* etc. etc. Ähnlich verhält es sich mit den *Arteriae renales* und *genitales*.

Alle Zweige der dorsalen Aorta besitzen ursprünglich einen metameren Charakter, und die Beschränkung ihrer Zahl, bezw. die Verwischung jenes primitiven Verhaltens beruht da und dort auf einer mehr oder weniger starken Konzentration der Einzelgefäße, ein Verhalten, das bei Tieren mit langgestrecktem Körperbau im allgemeinen stärker hervortritt, als bei solchen von kürzerer, gedrungener Gestalt. In anderen Fällen findet eine Beschränkung der Gefäßzahl durch Anastomosenbildung derart statt, daß ein Gefäß die peripheren Zweige eines anderen an sich reißt, während der Wurzelstamm jener Zweige selbst zugrunde geht.

Eine besondere Erwähnung verdient die *Arteria vertebralis collateralis*, welche jederseits aus der *Radix Aortae* entspringt und dann entlang der Wirbelsäule nach hinten bis zur Schwanzspitze zieht. An der Basis der Wirbelquerfortsätze dringen zahlreiche Äste in den *Canalis vertebralis*, während andere entlang den Rippen verlaufen und bis zur Haut vordringen. Die *Arteria vertebralis collateralis* kommuniziert in ihrem ganzen Laufe mit der Aorta (Fig. 292).

Das Endstück der Aorta *abdominalis*, welches häufig in den, von den unteren Wirbelbogen gebildeten Kanal zu liegen kommt, wird *A. caudalis* (Fig. 292) genannt und steht bezüglich seiner Entwicklung selbstverständlich in gerader Proportion zur Stärke des Schwanzes. Wo dieser, wie z. B. bei den Anthropoiden und dem Menschen, rudimentär wird, spricht man von einer *Arteria sacralis media*, und in diesen Fällen erscheint die Aorta ihrer

Hauptmasse nach nicht mehr durch jene, sondern durch die in der Beckengegend abgehenden *Arteriae iliacae* fortgesetzt.

Diese großen Gefäße zerfallen in eine, aus dem Anfangsstück der embryonalen Allantoisarterien hervorgegangene, für die Beckeingeweide bestimmte *A. iliaca interna* s. *A. hypogastrica* und in eine für die hintere Extremität bestimmte *A. iliaca externa* s. *A. cruralis* s. *femoralis*.

Wie bei den arteriellen Gefäßen der vorderen Extremität, so haben sich auch bei denjenigen der hinteren im Laufe der Stammesgeschichte der Vertebraten große Umbildungen vollzogen, in welche man aber noch keinen durchaus befriedigenden Einblick besitzt. Immerhin läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß die *A. femoralis* ursprünglich nicht das Hauptgefäß der hinteren Gliedmasse war, sondern daß es sich dabei um eine weiter kaudalwärts vom Aortenstamme entspringende Arterie, die *A. ischiadica*, handelte. Durch eine solche geht heute noch der Hauptstrom des arteriellen Blutes bei Amphibien, Reptilien und Vögeln zur hinteren Extremität, ein Verhalten, welches auch noch gewisse Embryonalstadien der Säugetiere und wahrscheinlich auch des Menschen charakterisiert. Wenn dann später bei den Embryonen der Säugetiere die anfangs kurze und schwache *A. femoralis* in der Kniekehle gelegend Verbindungen mit der *A. ischiadica* gewinnt, geht das proximale Stück der letzteren einem allmählichen Schwund entgegen, während die sich immer mehr entfaltende *A. femoralis* funktionell an ihre Stelle tritt. Sehr wahrscheinlich waren es Ursachen mechanischer Natur, welche bei den Vorfahren der Säuger zu einem Wechsel des Hauptschlagaderstammes der hinteren Gliedmaßen geführt haben¹⁾.

So wenig als am Vorderarm die *A. radialis* und *ulnaris* die ursprünglichen Hauptschlagadern repräsentieren, ebensowenig ist dies am Unterschenkel mit der *A. tibialis antica* und *postica* der Fall. Auch diese beiden stellten früher nur unbedeutende Muskeläste dar, und wurden durch die oben schon erwähnte *A. peronea*, bezw. durch Zweige einer primitiven *Arteria saphena* ersetzt, welche letztere in der Reihe der Säugetiere bei der Versorgung des Dorsum und der *Planta pedis* eine hervorragende Rolle spielt und überhaupt das wichtigste arterielle Gefäß des distalen Abschnittes der hinteren Extremität repräsentiert. In seltenen Fällen tritt sie auch beim Menschen noch auf.

Venensystem.

Fische.

Im Folgenden sollen zunächst die Verhältnisse bei den Sela- chiern etwas eingehender beschrieben werden; um jedoch ein richtiges Verständnis zu erzielen, ist eine wiederholte Betrachtung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, auf die bereits schon oben kurz eingegangen wurde, nicht zu umgehen.

¹⁾ Sowohl die *A. femoralis*, als auch die *A. ischiadica* weisen in ihrem Verhalten auf jene primitiven Zustände zurück, wo, wie dies für die Sauropsiden heute noch gilt, mehrere segmentale Arterien zur Aulage der Extremität in Beziehung standen.

Die zuerst im Embryo auftretenden *Venae omphalo-mesentericae* führen das Blut von der Oberfläche des Dottersackes und aus den Darmwänden zurück (Fig. 276). Ersteres leisten die

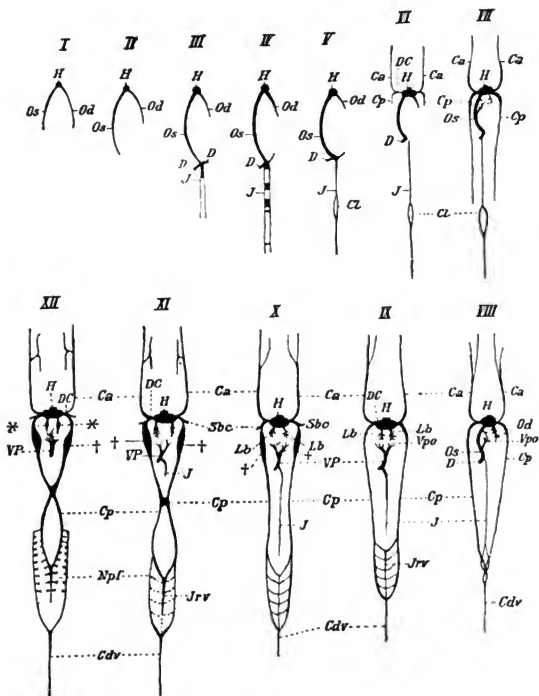


Fig. 293. Eine Reihe von Entwicklungsstadien des Venensystems der Selachier. I—XI nach C. Rabl, XII nach F. Hochstetter. Ca, Cp Vordere und hintere Cardinalvenen, Cdv Caudalvene, Cl Kloakengegend, DC Ductus Cuvieri, D, D Dotterveine, H Herz, bzw. Sinus venosus cordis, J Subintestinalvene, Jrv Interrenalvene, Lb Lebervenen, Npf Nierenportaderkreislauf, Os, Od V. omphalo-mesenterica dextra und sinistra, Sbc Vena subclavia, VP Vena portarum, Vpo Kapillarität des Venenportaderkreislaufs, † Kardinalvenensinus, * Lebervenensinus.

Vv. vitellinae, letzteres die Vv. subintestinales (Fig. 293, III—VII). Längs des Darmes hin erstrecken sich die sogen. Subintestinalvenen, und zwar zu einer Zeit, wo jener als sogen.

Mit der allmählichen Entstehung der Leber löst sich innerhalb derselben der Hauptstamm der linken V. omphalo-mesenterica in Kapillaren auf, und diese sammeln sich wieder in größere Stämme, welche die Leber verlassen und sich in das proximale Ende beider Vv. omphalo-mesentericae einsenken. Letztere werden dadurch zu den Venae hepaticae, welche in den Sinus venosus münden.

Im fernerem Lauf der Entwicklung sind einstweilen neue Venen entstanden, welche das Blut aus dem Tractus intestinalis, der Milz und dem Pankreas zurückführen und dadurch die präcaudale Portion der Subintestinalvene in ihrer physiologischen Bedeutung in den Hintergrund drängen.

Alle jene neuen Venen, welche unter dem Namen der Leberpfortader (V. portarum hepatis) zusammengefasst werden, ergießen ihr Blut in die Kapillarität der Leber.

Vorne vom Herzen entstehen die Ductus Cuvieri und öffnen sich in den Sinus venosus des Herzens. Sie bilden sich jederseits durch den Zusammenfluß der vorderen und hinteren Cardinalvene, von denen die erstere auf dem Wege der Venae jugulares das Blut des Kopfes, die letztere das des Rumpfes dem Herzen zuführt¹). — Auch eine Vena subclavia, welche das Blut von der Brustflosse bringt, öffnet sich in die Ductus Cuvieri, oder in den Sinus venosus.

Die V. caudalis gabelt sich in der Regel in der Kloakengegend in zwei Zweige, von denen jeder am Außenrand der Niere nach vorne zieht und während dieses Verlaufes Venae renales advehentes an das genannte Organ abgibt. Sie lösen sich im Innern in ein Kapillarsystem auf, und aus diesem entspringen die Venae renales revehentes, welche sich in die V. cardinales posteriores ergießen. — Damit ist das typische Verhalten des Venensystems der erwachsenen Fische erreicht, und ich will nur noch hinzufügen, daß das eben erwähnte Nierenpfortader-System vielen Schwankungen unterliegt (Ganoiden, Teleostier, Dipnoër). So kann es z. B. nur mit der Cardinalvene der einen Seite in Verbindung treten, in welchem Fall dann die Cardinalvene der andern Seite einer allmählichen Rückbildung entgegengeht.

Dipnoi.

Hier ist als wichtigster Punkt die Existenz einer großen, unpaaren Vena cava inferior hervorzuheben. Sie entsteht z. T. aus der Nierenportion der rechten, hinteren Cardinalvene, z. T. aus einer vorderen selbständigen Anlage (Leberportion) und ist mit dem gleichnamigen Gefäß der Amphibien und Amnioten in Parallele zu stellen (Fig. 295). Ein Nierenpfortadersystem ist vorhanden, und das Nierenblut sammelt sich in zwei Venen, die das Verhalten der hinteren Cardinalvenen zeigen, allein nur die linke derselben öffnet sich vorne in den entsprechenden Ductus Cuvieri, während die rechte, weit-

¹ Bei Selachiern zeigen viele Venen, wie z. B. die Ductus Cuvieri, die Cardinal-, Leber- und Genitalvenen sinusartige Erweiterungen. Ferner bildet sich eine große Seitenvene (V. lateralis), welche in den Leibesdecken verläuft und sich in die Ductus Cuvieri, oder in die hintere Cardinalvene ergießt.

aus stärkere, am dorsalen Leberrand hinzieht und sich dann direkt in den Sinus venosus des Herzens ergießt.

Amphibien.

Die große, untere Hohlvene entsteht prinzipiell wie bei den Dipnoern, insofern ihr hinterer (Nieren-) Abschnitt aus einer, an der betreffenden Stelle erfolgenden Verschmelzung der beiden hinteren Cardinalvenen hervorgeht. Der vordere (Leber-)Abschnitt entstammt offenbar zum Teil der rechten V. omphalo-mesenterica, zum Teil aber entsteht er unabhängig. Die V. portarum hepatis verdankt ihren Ursprung der linken V. omphalo-mesenterica.

Die untere Hohlvene empfängt ihr Blut aus dem Urogenitalapparat und indirekt auch aus den hinteren Extremitäten, den Körperwänden und (eventuell) aus dem Schwanz.

Der vordere Abschnitt beider hinterer Cardinalvenen persistiert bei Urodelen und bei Bombinator in Gestalt der paarigen Vena azygos. Dieses Verhalten ist dann und wann ausnahmsweise auch bei anderen Anuren zu konstatieren und zwar entweder nur auf einer, oder auf beiden Seiten. In allen diesen Fällen handelt es sich um eine Verbindung mit dem entsprechenden Ductus Cuvieri.

Ein Nierenpfortader-System kommt bei Amphibien auf dieselbe Weise zustande wie bei Fischen, nämlich durch die Bifurkation der Caudalvene, welche übrigens bei erwachsenen Anuren obliteriert. In die Nierenpfortader ergießen sich die Venen der hinteren Extremität und nicht selten auch diejenigen der Körperwand. Das Blut der Nieren gelangt in die untere Hohlvene.

Aus einer Verbindung der linken und rechten Nierenpfortader, oder auch der Vv. femorales, entsteht eine quer-

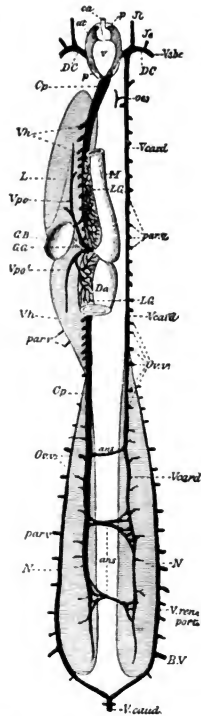


Fig. 295. Venensystem von *Protopterus annectens* nach W. N. Parker. at Atrium des Herzens, BV Beckenvene, ca Conus arteriosus, Cp Vena cava posterior, Da Darm, DC, DC Ductus Cuvieri, GB Gallenblase, GG Gallenausführungsgänge, Ji, Jc V. jugularis interna und externa, L Leber, M Magen, NN Nieren, oes Venen des Ösophagus, Ov Venen des Ovariums, p Pericard, par. r

Parietal-, d. h. aus der Körperwand das Blut aufnehmende Venen, v Ventrikel, V. caud. V. caudalis, V. card. linke Vena cardinalis, welche in ihrem hinteren Bezirk mit der Vena cava posterior (Cp) durch Queranastomosen (ans) verbunden ist, Vh, Vh¹ Venae hepaticae, V. ren. port. Pfortader der Niere, V. subcl. V. subclavia. Auf dem Magen und Darm ist das lymphadenoide Organ (LG) eingezeichnet, aus welchem die Pfortader (Vpo, Vpo¹) ihr Blut bezieht.

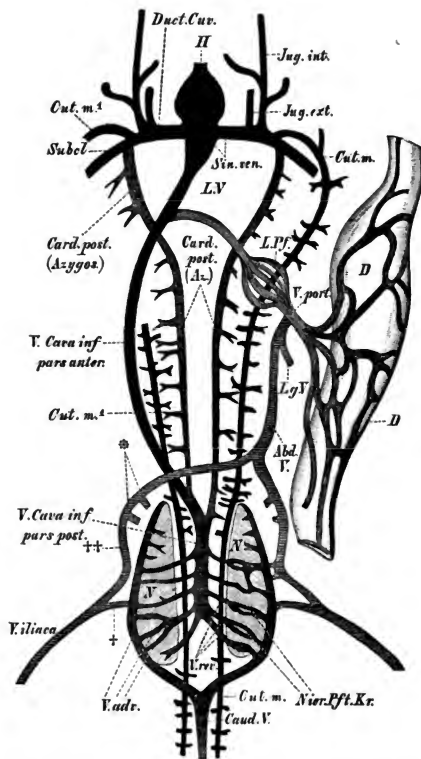


Fig. 296. Schematische Darstellung des Venensystems von *Salamandra maculosa*. *Card. post. (Azygos)* bedeutet die hintere Cardinalvene, resp. Azygos, *Caud. V.* Caudalvene, die sich am hinteren Umfang der Nieren (*N*, *N*) teilt, *Cut. m. V. cutanea magna*, *Cut. m.¹* dieselbe der anderen Seite abgeschnitten, *Cut. par. V. cutanea parva*, *D*, *D* Darm, von dem die Pfortader *V. port.* entspringt, *Duct. Cur.* Ductus Cuvieri, *H* Herz, *Jug. int.* und *ext.* Jugularis interna und externa, *Lg* Längsvene des Darmes, *Lpft. Kr.* Leberpfortader-Kreislauf, *Sin. ven.* Sinus venosus, *Subcl.* Subclavia, *L. V.* Lebervene, *V. adr.*, *V. rer.* Venae advehentes und revehentes des Nierenpfortaderkreislaufs (*Nier. Pft. Kr.*), *V. iliaca*, welche sich in einen hinteren (+) und vorderen (++) Ast teilt; ersterer tritt zur Niere, letzterer konfluiert mit seinem Gegenstück zur Bildung der Abdominalvene (*Abd. V.*); letztere bezieht ihr Blut auch noch durch die Zweige * von der Kloake, der Blase und dem hinteren Abschnitt des Enddarmes. Der hintere und vordere Abschnitt der hinteren Hohlvene ist mit *V. cava inf. pars post.* und *pars anter.* bezeichnet.

verlaufende Beckenvene, und aus dieser entspringt eine den Muskeln der Bauchwand aufliegende *V. abdominalis* s. *V. epigastrica*, welche, in der ventralen Mittellinie verlaufend, innerhalb der Bauchwand bis zur Leber nach vorne zieht, um schließlich innerhalb derselben kapillär zu zerfallen und sich also sekundär mit der *V. portarum hepatis* zu verbinden. Die ursprünglich nur dem Integument angehörige Abdominalvene, welche ihrer Anlage nach paarig ist und den Seitenvenen (*Vv. laterales*) der Sela-chier entspricht, empfängt ihr Blut aus der Kloake, der Harnblase und den Leibesdecken.

Das Verhalten der vorderen Cardinalvenen (*Vv. jugularis externa und interna*) entspricht im wesentlichen demjenigen bei Fischen und Dipnoöern.

Das venöse Blut der Schwanz- und der Rumpfhaut wird durch eine große, der Haut dicht anliegende Vene, die *V. cutanea magna*, zurückgeführt. Im Laufe nach vorne begleitet sie den großen Rückenlängsmuskel und macht dann einen weiten Bogen zur vorderen Extremität herüber, wo sich die *Vena subclavia* mit ihr vereinigt. Kurz vor ihrer Mündung in den *Sinus venosus* empfängt sie von der Kehlhaut her eine kleinere Hautvene, die *V. cutanea parva*.

Amnioten.

Der in den Bereich der embryonalen Urniere fallende hintere Abschnitt der rechten *V. cardinalis posterior* läßt bei Amnioten, wie bei Dipnoöern, den hinteren Teil der unteren Hohlvene aus sich hervorgehen, während die vordere (Leber-) Portion derselben wie bei Amphibien entsteht (s. diese).

Bei den verschiedenen Gruppen der Reptilien und Vögel werden die vorderen Abschnitte der hinteren Cardinalvenen in verschiedenem Grade rückgebildet und durch neue Venen, nämlich durch die *Vv. vertebrales* ersetzt; bei den Säugetieren persistieren sie dagegen als die *Vv. azygos*. Zwischen diesen entsteht eine Anastomose, und eventuell bildet sich im Anschluß an den Schwund der linken oberen Hohlvene die vordere Portion des Gefäßes der linken Seite mehr oder weniger stark zurück, so daß es nun als *V. hemiazygos* bezeichnet wird. Die Folge davon ist, daß jetzt das Blut von beiden Seiten in das Gefäß der rechten Seite (*V. azygos*) gelangt. Dieses mündet in den rechten *Ductus Cuvieri*, resp. in den aus letzterem hervorgehenden Endstamm der *V. cava superior*. Da nun das Azygos-System in der Lumbal- und Beckengegend auch mit dem Quellgebiet der unteren Hohlvene in Verbindung steht, so stellt es eine wichtige Kommunikation zwischen der unteren und oberen Hohlvene dar.

Die vorderen Cardinalvenen werden, wie bei niederen Vertebraten, zu den Jugularvenen, welche sich samt der *V. subclaviae* und den Vertebral- und Azygosvenen in die *Ductus Cuvieri* öffnen.

Bei gewissen Säugern bleiben die *Ductus Cuvieri*, resp. die oberen Hohlvenen beider Seiten bestehen, während bei anderen die *V. cava sup. sinistra* linkerseits auf geringe Spuren (*Sinus coronarius cordis*) in nachembryonaler Zeit rückgebildet wird.

Ein Nierenpfortader-System tritt in Verbindung mit der Embryonalniere bei allen Reptilien und Vögeln auf, doch finden sich auch bei Säugetieren noch Spuren davon, und zwar am besten ausgeprägt bei *Echidna*-Embryonen.

Überhaupt zeigen die Monotremen, wie schon im Kapitel über das Herz hervorgehoben wurde, in ihren Kreislaufverhältnissen noch viele Anklänge an die Sauropsiden, und Ähnliches gilt auch für gewisse Marsupialier.

Bei allen erwachsenen Sauropsiden und Mammalia wird ein Nierenpfortadersystem vermißt, oder es ist nur, wie bei gewissen Reptilien und Vögeln, in schwachen Spuren nachweisbar.

Wie überall in der Wirbeltierreihe, so strömt auch bei den Amnioten das venöse Blut des Darmkanales, des Pankreas und der Milz auf dem Weg der Pfortader zur Leber und von hier durch die *Vv. hepaticae* zur unteren Hohlvene und durch diese endlich zum rechten Herz. Über die Genese der sehr verwickelten Verhältnisse vergl. die Lehrbücher über Entwicklungs-Geschichte.

Was die Extremitäten-Venen der Amnioten betrifft, so herrscht bezüglich ihrer Anlage überall eine fast völlige Übereinstimmung, und auch bei geschwänzten Amphibien (Tritonen) läßt sich derselbe Typus nicht verkennen. In Verfolgung des weiteren Entwicklungsganges jedoch treten zwischen den Amnioten und den genannten Anamnia bedeutende Verschiedenheiten auf, welche namentlich die Entwicklung des Gefäßsystems der Zehen betreffen. Ob die bei den Embryonen der Fische auftretenden Extremitätenvenen mit denen höherer Wirbeltierformen in Einklang gebracht werden können, müssen weitere Untersuchungen lehren, doch ist diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

Lymphgefäßsystem.

Die Annahme scheint erlaubt, daß die Anlage der Lymphgefäße bei allen Wirbeltieren eine paarige und symmetrische ist. Die ersten, im embryonalen Körper auftretenden Lymphstämme scheinen nämlich in ganz ähnlicher Weise angeordnet zu sein, wie die ersten Venenstämme. Den *Vv. cardinales anteriores* würden zwei, am Kopf und am Halse verlaufende Lymphstämme (*Ductus cephalici*) entsprechen und den *Vv. cardinales posteriores* zwei *Ductus thoracici*. Der lymphatische Kopf- und Rumpfstamm vereinigt sich auf jeder Seite des Körpers und mündet in eine Vene, welche zum Gebiet des *Ductus Cuvieri* gehört. Bei fortschreitender Entwicklung bilden sich im Verlaufe der Lymphstämme Anastomosen zwischen dem rechten und linken Stamm aus. Die Lymphke kann aus dem einen Stamm in den anderen übergeleitet werden. Infolgedessen verlieren gewisse Abschnitte der Stämme, oder sogar ein ganzer Stamm, an Bedeutung, und daraus erfolgt dann eine Rückbildung, bzw. eine Asymmetrie der Lage, wie wir eine solche auch im Venensystem beobachten.

Bei Fischen existiert in der Skapularregion jederseits ein *Lymphsinus*, in welchen vom Kopf und vom Thorax Lymphstämme einmünden. Der *Lymphsinus* mündet in einen Venenstamm ein.

Bei Urodelen spaltet sich der Ductus thoracicus in der Nähe des Herzens in zwei Stämme, nimmt auf dieser Strecke noch

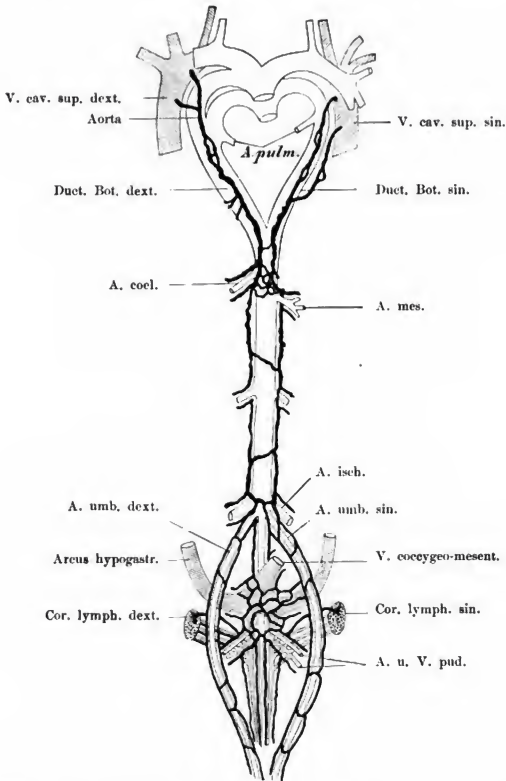


Fig. 297. Schematische Darstellung des Verlaufs der beiden Ductus thoracici, sowie der großen abdominalen und kaudalen Lymphstämme eines Hühner-Embryos von 17 Tagen. Nach L. Sala. Die Arterien sind hell, die Venen schraffiert, die Lymphherzen punktiert, die Lymphgefäße schwarz gehalten.

Lymphgefäße des Halses und Kopfes auf und mündet jederseits in die Vena subclavia. Die Bifurkation des D. thoracicus deutet

hier auf eine paarige Anlage desselben hin, im übrigen aber erfährt die Anordnung der Lymphgefäße der Urodelen durch die (später zu besprechenden) zahlreichen Lymphherzen eine ziemlich weitgehende Veränderung, und dies gilt für die Anuren in noch viel höherem Grade. Hier, wo auch noch die großen, teils unter der Haut, teils in der Körperhöhle liegenden Lymphsäcke des Körpers ihren Einfluß geltend machen, verschwinden die *Ductus cephalici* und *thoracici* gänzlich, und es bleibt statt deren nur die Verbindung der Lymphsäcke mit den Lymphherzen übrig.

Bei Reptilien finden sich zwei Kopflymphstämme, welche in Verbindung mit zwei *D. thoracici* (Schlangen, Schildkröten, Krokodile) oder mit einem, vorn in zwei Äste gespaltenen *D. thoracicus* in die *V. subclaviae* einmünden. Bei Vögeln, bei welchen die Lymphgefäße noch viel spärlicher entwickelt sind, als bei Säugern, entwickeln sich die beiden *Ductus thoracici* in dem Gebiet zwischen *Gl. thyreoidea* und *A. coeliaca*. Sie stehen in wichtigen Beziehungen zu dem *Ductus Botalli*, der Aorta und der *Vena cava superior*, mit welcher letzterer sie mehrfach kommunizieren. Die Verbindungen mit den weiten, die Aorta caudalis und abdominalis umgebenden Lymphräumen entstehen erst am zwölften Tage der Bebrütung (Fig. 297). Klappen finden sich im Lymphsystem der Vögel nur an sehr wenigen Stellen, und es erscheint nicht ausgeschlossen, daß das Fehlen der Lymphdrüsen in einem Causalnexus mit jenem Mangel steht.

Dies gilt vielleicht auch für die Reptilien und die Anamnia, wo die Klappen, z. B. bei Amphibien, auf die Einmündungsstellen des Lymphstromes in die venösen Bahnen, bezw. auf die Ein- und Ausmündungsstellen der Lymphherzen und der Lymphsäcke beschränkt sind. Bei Säugern kann die paarige Anlage des *Ductus thoracicus* bei verschiedenen Tiergruppen zeitlebens persistieren, oder bildet sich der Gang der einen Seite später wieder zurück. So beginnt z. B. der unpaare *Ductus thoracicus* beim Menschen in der Lendengegend häufig mit einer sinuösen Erweiterung (*Cisterna chyli*) und nimmt die Lymphe der hinteren Extremitäten, der Beckenorgane und die Chylusgefäße des Darmes auf. Nach vorne ergießt er sich in die linke *Vena brachio-cephalica*. In dieselben Venen mündet von vorne her der Lymphstrom des Kopfes, des Halses, und dabei kommt auch noch die rechte Thoraxhälfte in Betracht.

Die Lymphgefäße der Säuger sind, wie das venöse System, reichlich mit Klappen ausgerüstet, die ihrer Anordnung gemäß eine bestimmte Richtung des Lymphstromes garantieren und andererseits eine Rückstauung desselben verhindern.

Was nun die schon öfters erwähnten **Lymphherzen** betrifft, so kommen sie bei Amphibien, Reptilien und Vogelembryonen vor. Bei Anuren kann man vordere und hintere Lymphherzen unterscheiden. Erstere liegen zwischen Becken und Steißbein, bezw. zwischen dem *M. piriformis* und dem *M. coccygilliacus*. Die vorderen Lymphherzen trifft man zwischen den Querfortsätzen des III. und IV. Wirbels. Bei Urodelen finden sich zahlreiche (14—20 jederseits) Lymphherzen längs der *Linea lateralis*

unter der Haut¹⁾. Bei Reptilien sind nur hintere Lymphherzen vorhanden. Sie liegen auf der Grenze der Rumpf- und Caudalgegend auf Wirbelquerfortsätzen oder Rippen. Ihre Wand ist, der eingelagerten quergestreiften Muskeln wegen, rhythmischer Kontraktionen fähig. Stets ist, wie bereits erwähnt, die Ein- und Ausmündung der Lymphherzen bei Amphibien und Reptilien mit Klappen versehen.

Bei Vogelembryonen liegen die Lymphherzen rechts und links an der Grenze der Sakral- und Coccygealwirbel, zum Teil bedeckt vom *M. coccygeus dorsalis* (*M. levator coccygis*). Sie stehen in Verbindung mit den Coccygeal- und Beckenvenen.

Wie das Blut, so besteht auch die Lymphe aus zwei Bestandteilen, nämlich aus **Flüssigkeit (Plasma)** und aus **zelligen Elementen (Lymphkörperchen, Leukocyten)**, welche letztere uns im Kapitel über das Blut und den Tractus intestinalis schon einmal begegnet sind. Die, amöboiden Bewegungen fähigen Leukocyten zeigen überall da, wo sich eine adenoide Substanz unter einer Schleimhaut befindet, die Neigung, durch die Schleimhaut hindurchzutreten. Dies gilt nicht nur für die Darm- und Bronchialschleimhaut, sondern auch für die Conjunctiva des Auges, die Schleimhaut des Urogenitalapparates und namentlich für die Tonsillen, von welchen später noch die Rede sein wird.

Eine sehr ausgedehnte Rolle spielt das lymphoide Gewebe in der Leibeshöhle der Fische und Amphibien. Es findet sich hier, ganz abgesehen vom Darmkanal und den die Bauchgefäße umscheidenden Bahnen, in starker Anhäufung ventral von der Wirbelsäule, wie namentlich in der Umgebung der Urogenitaldrüsen, welche letztere oft ganz darin eingepackt liegen (Dipnoër). Dahin gehören auch der sogenannte „Fettkörper“ der Amphibien (vergl. den Urogenitalapparat) und Reptilien, sowie die lymphoiden Gewebsmassen am Störherzen. Endlich ist vielleicht auch die „Winterschlafdrüse“ gewisser Nager und Insektivoren hierherzurechnen. Sie führt ihren Namen mit Unrecht, da sie im wesentlichen nur aus braunem, reich vaskularisiertem Fettgewebe besteht, das sich in der Achsel-, Brust-, Nacken- und Rückengegend findet und während des Winterschlafes resorbiert wird.

Eine innigere Vereinigung solcher Follikel führt dann zu jenen Bildungen, welche man als **Blutlymphdrüsen** oder als **rote Lymphdrüsen** bezeichnet. Beide haben, was den Bau der umgebenden Kapsel und die sie durchflechtenden, bindegewebigen Trabekel anbelangt, manches Gemeinsame, d. h. sie sind

1) In die den Truncus arteriosus der Urodelen umfassende Muskelzwinde (vergl. die Schilderung des Herzens) ist ausser dem Truncus selbst auch noch der mittlere Teil eines mächtigen Lymphsinus eingeschlossen, in den (— bei der Larve wenigstens —) die Lymphe aus dem gesamten Körper in zwei mächtigen Strömen eintritt und durch die systolische Kontraktion der Muskelschicht durch zwei paarige Stämme hindurch in die *Venae jugulares inferiores* getrieben wird. Dadurch wird jener Lymphsinus zu einem Lymphherzen gestaltet, welches man als *centrales Lymphherz* bezeichnet.

durch eine ununterbrochene Reihe von Übergangsformen miteinander verbunden, beide unterscheiden sich aber gleichwohl in gewissen Punkten voneinander, worauf aber hier nicht näher eingegangen werden kann.

Als dritte hierher gehörige Bildung, welche zwischen den, den primitivsten Zustand repräsentierenden Blutlymphdrüsen und den am höchsten differenzierten Lymphdrüsen sozusagen eine Mittelstellung einnimmt, ist die Milz zu erwähnen. Bei allen dreien strömt das Blut (Milz und Blutlymphdrüsen) und die Lymphe (Lymphdrüsen) nicht durchaus in Röhren, sondern in einem Maschenwerk, das einen wesentlichen Bestandteil des Gefäßsystems darstellt und nicht etwa ein diesem vollständig fremdartiges Gewebe. Wie die Blutlymphdrüsen und die Milz als Filter in den Blutstrom, so sind die Lymphdrüsen als Filter in den Lymphstrom eingeschaltet. Dabei werden die dem Untergang geweihten roten Blutelemente in den Maschenräumen zurückgehalten und von den dieselben auskleidenden Zellen (Endothelzellen) und den Leukocyten aufgenommen und verarbeitet (Phagocytose). Außerdem muß aber wohl im Auge behalten werden, daß die gemeinschaftliche Aufgabe aller drei Bildungen, der Milz sowohl als auch der Blutlymphdrüsen und eigentlichen Lymphdrüsen, insofern eine und dieselbe ist, als sie in der Neuschaffung von Lymphkörperchen besteht, deren Bildungsstätten in allen drei Organen im wesentlichen einander gleichgesetzt werden können.

Die im Bereich des Mesenteriums entstehende Milz steht in der Regel in nahen Lagebeziehungen zum Pankreas, zeigt aber im übrigen die größten Verschiedenheiten nach Ausdehnung und Lage zum Darmkanal¹⁾.

Die Tonsillen kommen in vollster Ausbildung den Säugern zu und bestehen aus einem paarigen, jederseits am Isthmus faucium, d. h. am Übergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle, sowie in der letzteren selbst liegenden Organ (Pharynxtonsille). Hier wie dort handelt es sich um eine adenoide Grundsubstanz mit Infiltration von Lymphzellen, welche sich zu sogen. Follikeln ordnen.

Die Rachentonsille besitzt eine ziemlich große Verbreitung in der Wirbeltierreihe, wenn sie auch bei den Säugetieren nicht so konstant vorkommt wie die Gaumentonsille. Sie findet sich aber, im Gegensatz zu letzterer, schon bei Vögeln und Reptilien in guter Ausbildung und ist, wenn wir auch noch die Lymphfollikel der Zunge mit zum Vergleich herbeiziehen, von allen drei Anhäufungen lymphatischen Gewebes im Schlundgebiet offenbar die älteste. Auch bei Urodelen und Anuren finden sich bereits tonsillenartige Bildungen, und zwar teils am Dach, teils am Boden der Mundhöhle.

Rückblick.

Bei den Organen des Kreislaufes unterscheidet man: 1. die aus Arterien, Venen und Kapillaren bestehenden Blutgefäße, 2. das als

¹⁾ Eine Lappung, oder ein vollständiger Zerfall des formell sehr variablen Organes in mehrere Portionen ist ein häufiger Befund, und zwar können die einzelnen Teile gleich groß sein, oder vermag man ein größeres Stück als Hauptmilz den kleineren Stücken als „Nebenmilzen“ gegenüberzustellen.

centraler Motor fungierende Herz, 3. das Lymphsystem mit interstitiellen Spalträumen, geschlossenen Gefäßen, Lymphherzen, Lymphdrüsen, Blutlymphdrüsen, Milz und 4. die Blut- resp. Lymphflüssigkeit. Die betreffenden Formelemente bezeichnet man als Blut-, Lymphkörperchen und als Blutplättchen. Das Lymphgefäßsystem erscheint als ein zwischen das arterielle und venöse System eingeschobenes, intermediäres System. Es wurzelt teils im Parenchym der Körperperipherie, in den verschiedensten Spalten und Lücken der Organe, teils im Darm (Chylussystem).

Das Herz entsteht bei sämtlichen Vertebraten weit vorne in der Nähe des Kopfes, verharrt aber nur bei Fischen, Dipnoern und vielen Amphibien zeitlebens an dieser Stelle. Bei den Amnioten kommt es mehr oder weniger weit in die Brusthöhle hinab zu liegen. Seine Wände komponieren sich, wie diejenigen der größeren Arterien, aus drei Schichten, einer inneren, epithelialen, einer mittleren, muskulösen und einer äußeren, pericardialen.

Während man bei Fischen am Herzen nur zwei Abteilungen, einen Ventrikel und ein Atrium, unterscheidet, tritt, in Anpassung an die allmählich sich herausbildende Lungenatmung, von den Amphibien an eine immer weiter fortschreitende Abkammerung des Herzens ein.

Sie ist darauf zurückzuführen, daß das venöse Blut zunächst in die Lunge geworfen, dort oxydiert werden und dann wieder ins Herz zurückbefördert werden muß, um endlich von hier aus in die Körpergefäße einzuströmen. Im Gegensatz dazu führt das Fischherz nur venöses Blut zu den Kiemen, von wo es nach seiner Durchatmung direkt in den Körperkreislauf gelangt, ohne zum Herzen zurückzukehren.

Jene Abkammerung tritt zuerst nur in ganz schwachen, einen Zerfall des anfangs unpaaren Atriums in zwei Räume anbahnenden Spuren auf; erst später, d. h. von den Reptilien an, kommt es auch zu einer doppelten Ventrikelanlage, doch erscheint diese erst von den Krokodilen an ganz durchgeführt. So unterscheidet man also bei Vögeln und Säugern vier Herzabschnitte, 1. ein das venöse Körperblut aufnehmendes Atrium dextrum, 2. den den venösen Strom in die Lunge befördernden Ventriculus dexter, 3. das Atrium sinistrum, welches das von der Lunge zurückströmende arterielle Blut aufnimmt, und endlich 4. den Ventriculus sinister, welcher den arteriellen Strom in die größte Schlagader des Körpers, nämlich in die Aorta und von hier aus in die peripheren Bahnen wirft.

Um die Rückstauung des Blutes zu verhindern, sind im Herzen sogenannte Klappen angebracht, die bei Anamnia in viel größerer Zahl und in mehreren Reihen über- und nebeneinander vorkommen, während bei Amnioten an den betreffenden Stellen jeweils nur eine einzige Klappenreihe persistiert. Auch in vielen Venen und in den Lymphgefäßen finden sich solche Klappen und fallen hier unter denselben physiologischen Gesichtspunkt.

Die bei Fischen und manchen Amphibien zeitlebens funktionierenden Kiemenarterien treten ontogenetisch auch noch bei allen höheren Vertebraten auf, beteiligen sich hier aber zu keiner Zeit mehr an der Respiration, sondern unterliegen den mannigfachsten Modifikationen und Reduktionen. Sie entspringen aus dem Truncus,

resp. Bulbus arteriosus des Herzens, umgreifen von der Ventralseite nach der Dorsalseite bogenförmig den Vorderdarm und konfluieren zwischen letzterem und der Wirbelsäule zu den Aortenwurzeln.

Die Aorta verläuft an der ventralen Seite der Wirbelsäule dem ganzen Rumpf entlang bis zur Schwanzspitze hinaus und entsendet auf diesem ihrem Wege zahlreiche Äste zum Kopf und Hals, zu den Eingeweiden und zu den Extremitäten.

Das Venensystem zeigt, wie das arterielle, zahlreiche Parallelen zwischen Ontogenese und Phylogenese. Die vorderen und hinteren Kardinalvenen, welche zu den späteren Vv. jugulares und zum Teil auch zu den Vv. azygos und hemiazygos in genetischen Beziehungen stehen, vereinigen sich zu den Ductus Cuvieri, und diese ergießen ihr Blut in den Sinus venosus des Herzens. Die vom Schwanz kommende Vena caudalis schickt ihr Blut bei den Anamnia und den Embryonen der Sauropsiden in die Niere, wo es zur Entstehung eines Pfortaderkreislaufes kommt. Die austretenden Venen ergießen ihr Blut in die hinteren Kardinalvenen, bzw. in die V. cava inferior, welche letztere zum erstenmal bei Dipnoern zu typischer Ausprägung gelangt.

Dieses große Gefäß, welches in erster Linie dafür bestimmt ist, das venöse Blut aus den hinteren Extremitäten, dem Urogenitalsystem, eventuell aus dem Schwanze und indirekt auch aus der Leber zum Herzen zurückzuführen, entsteht aus einer hinteren, genetisch auf die Kardinalvenen zurückzuführenden und aus einer vorderen, zum Teil selbständigen Portion.

Die Vena cava superior (ursprünglich paarig) entsteht aus Zuzügen vom Kopf, Hals und den vorderen Extremitäten, d. h. aus den Vv. jugulares und subclaviae, die sich eventuell zu Vv. anonymae vereinigen. Bei Säugern ergießt sich auch das Blut der Azygos, und indirekt auch das der Hemiazygos in die obere Hohlvene, bzw. in die Ductus Cuvieri.

Bei Amphibien spielen die V. abdominalis und die V. cutanea magna eine große Rolle, und zwar entspricht die erstere den primitiven Seitenvenen der Selachier. Beide sind ursprünglich als reine Hautvenen entstanden zu betrachten.

In der ganzen Vertebratenreihe durchströmt das vom Darm, der Milz und dem Pankreas kommende, venöse Blut die Leber und bildet hier einen Pfortaderkreislauf. Nach Vollendung desselben tritt das Blut auf dem Wege der Vv. hepaticae in die untere Hohlvene und von hier aus zum Herz zurück.

Organe des Harn- und Geschlechtssystems.

Bei der Anlage der Harn- und Geschlechtsorgane handelt es sich nicht nur um sehr nahe Lageverhältnisse derselben zueinander, sondern auch um morphologische und genetische Beziehungen allerengster Natur. Aus diesem Grunde müssen sie bei der Darstellung in einen einheitlichen Rahmen gebracht, im Interesse einer klaren Darstellung aber in Harnorgane und Geschlechtsorgane getrennt werden.

I. Harnorgane.

Entwicklungsgeschichtliches.

Die Harnorgane beanspruchen von ihrer ersten Anlage bis zu ihrer Vollendung in der Regel einen sehr langen Zeitraum, und zwar einen um so längeren, je höher die Organisationsstufe des betreffenden Tieres ist. Im Gegensatz zu anderen Organen entstehen sie nicht als ein, ein für allemal sich anlegender und Schritt für Schritt seiner Vollendung zustrebender Apparat, sondern als eine Reihe von Organen gleicher, auf Exkretion und Filtration berechneter Funktion. Jedes Organ entspricht für sich einem bestimmten, ontogenetischen Zeitabschnitt und wird, nachdem es seine Rolle ausgespielt, oder zum Teil physiologische Beziehungen zum Geschlechtsapparat gewonnen hat, durch ein anderes, leistungsfähigeres Organ abgelöst. Auf Grund dieses eigenartigen Verhaltens unterscheidet man sowohl ontogenetisch, als auch phylogenetisch drei Entwicklungsstufen des Exkretionssystems der Vertebraten, die man als **Vorniere**, **Ur-** und als **Nachniere** (**Pronephros**, **Meso-** und **Metanephros**) bezeichnet.

Die Zahl der provisorischen Harnorgane richtet sich im allgemeinen nach der Rangstufe, d. h. nach der Organisationshöhe des betreffenden Trägers. So kommt es, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, bei *Amphioxus* und den *Myxinoideen* nur zur einmaligen Bildung eines Harnorganes, während bei allen übrigen Fischen, sowie bei *Dipnoern* und bei sämtlichen *Amphibien* die *Vorniere* nur als provisorisches Organ auftritt und später durch ein bleibendes Harnorgan, die *Urnieren*, ersetzt wird. Bei den *Amnioten* existieren zwei provisorische Harnorgane, die *Vorniere* und die *Urnieren*, und als bleibendes Harnorgan die *Nachnieren*.

Die Kanälchen sämtlicher Harnorgane entstehen ontogenetisch genau an jener Stelle, wo die Ursegmente des embryonalen Körpers in die unsegmentierten Seitenplatten übergehen, und welche man als Ursegmentstiel, Verbindungsstrang, Mittelplatte, *Lamina urogenitalis*, *Nephrotom* oder als *Gonotom* zu bezeichnen pflegt. Der Ursprung erfolgt also im Mesoderm, und zwar retroperitoneal.

Pronephros.

An der in der Regel zuerst im Bereich vorderer Rumpfsegmente sich anlegenden *Vorniere* hat man die quer zur Längsachse des Körpers verlaufenden Drüsenkanälchen und den kaudalwärts in die Kloake, oder, wo eine solche nicht vorhanden ist, dicht hinter dem Anus ausmündenden primären Harnleiter (*Vornierengang* oder *Segmentalgang*) zu unterscheiden.

Ferner sind zu beachten: trichterartige, von Flimmerepithel ausgekleidete Öffnungen (*Nephrostomen*), wodurch jedes Drüsenkanälchen einerseits mit dem Segmentalgang, andererseits mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. Dazu kommt noch eine Vorbauchung der Cölomwand rechts und links von der Ansatzstelle des Daringe-

kröses, in welcher sich, in Verbindung mit der Aorta, Blutgefäße entwickeln. Aus diesem Gefäßknäuel bildet sich der als Filtrationsapparat, d. h. zur Wasserausscheidung dienende, mannigfachen Größe, Form- und Strukturschwankungen unterliegende Glomerulus. Mehrere Glomeruli können zu einem Glomus verschmelzen.

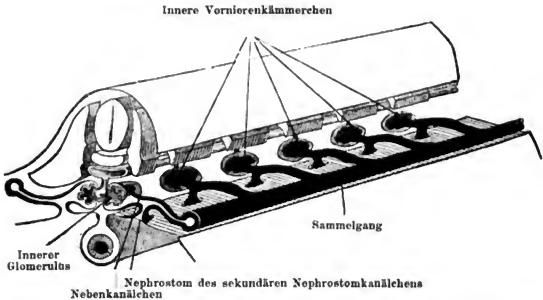


Fig. 298. Schema der Bildung des Glomerulus. Aus dem Ektoderm ist ein breiter Streifen herausgeschnitten, die ventrolateralen Abschnitte der Ursegmente sind entfernt, und man sieht von oben und außen auf die dorsale Leibeshöhlenwand. Nach Felix.

Während sich bei Myxinoiden die Drüsenanlage der Vorniere fast der ganzen Leibeshöhle entlang erstreckt, ist sie bei anderen Wirbeltieren, wie z. B. bei Selachiern und Amnioten, mehr oder weniger verkürzt und auf eine geringe Anzahl von Drüsenkanälchen beschränkt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich dabei um eine sekundär erfolgte Reduktion handelt, und dasselbe gilt auch hinsichtlich des nur sehr gering entwickelten Glomerulus.

Alles in allem erwogen erscheint die Annahme sehr plausibel, daß die Vorniere sich einst weiter nach hinten, ja vielleicht über den ganzen Rumpf ausdehnte und diese ihre hohe Bedeutung erst verlor, als ein anderes Harnsystem, die Urnieren, an ihre Stelle trat.

Mesonephros.

Die die Vorniere an Ausdehnung meist weit übertreffende Urnieren, oder der Wolff'sche Körper, zeigt ursprünglich eine streng segmentale Anlage, welche an die Entwicklung der Ursegmente (Somiten) aufs engste gebunden ist. Mit anderen Worten: Die Entstehung der Urnieren fällt örtlich zusammen mit den primitiven Verbindungsöffnungen, welche bei niederen Vertebraten zwischen den Somitenhöhlen und der unsegmentierten Leibeshöhle in früher Embryonalzeit bestehen (Fig. 299). Indem jene Verbindungskanäle von den Somiten sich abschnüren, mit der Leibeshöhle aber in Verbindung bleiben, bildet sich daraus je ein Urnierenkanälchen, welches mit dem in seiner Nähe vorbeiziehenden Vornierengang in Verbindung tritt und sich in denselben öffnet. So wird der Pronephros-

gang, also in die neue Drüsenanlage mit übernommen, er wird zum Urnierengang, oder Wolff'schen Gang.

Das andere, offene, dem Leibesraum zuschauende, von Wimperepithel ausgekleidete Kanälchenende ist der Nierentrichter, das Nephrostom der Urniere.

Später wachsen die Urnierenkanälchen in die Länge, winden sich S-förmig und sondern sich in mehrere Abschnitte. Einer derselben, der mittlere, weitet sich bläschenförmig aus und wird von einem Äst-

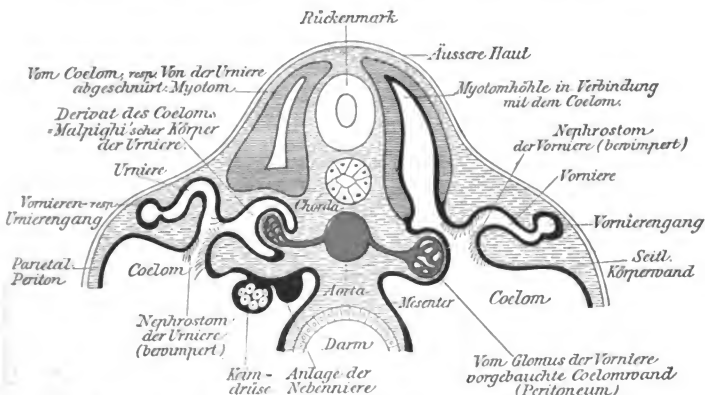


Fig. 299. Schematische Darstellung des Vornieren- und Urnierensystems der Wirbeltiere. Querschnitt. Rechts ist die Vorniere, links die Urniere dargestellt. Links ist auch die Anlage der Keimdrüse und der Nebenniere zu sehen.

chen der Aorta, welches sich büschelförmig in Kapillaren auflöst, eingestülpt. So bildet sich auch hier, wenn auch genetisch verschieden (denn der Glomerulus der Vorniere entsteht ja in der Leibeshöhlenwand), wieder ein Blutgefäßknäuel, oder ein Glomerulus, der innerhalb der sogenannten Bowman'schen Kapsel liegt. Das Ganze stellt ein Malpighi'sches Körperchen vor, ein Organ, das auch für die bleibende Niere charakteristisch ist.

Das fernere Schicksal der Urniere ist bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen ein sehr verschiedenes¹⁾. Während die Urniere bei

¹⁾ Daß in der Ahnenreihe der Amnioten Formen existiert haben müssen, bei welchen die Urniere das ganze Leben hindurch noch als eigentliche Harndrüse fungierte, während das Metanephros-System kaum erst angebahnt war, beweist u. a. die Tatsache, daß sowohl bei gewissen Sauriern, als auch bei gewissen Säugern sogar im postembryonalen Stadium die Urniere in größeren oder kleineren Resten noch als Harnorgan eine Zeitlang bestehen bleibt (Lacerta, Uromastix, Chamaeleo, Echidna, Opossum).

Andererseits muß aber betont werden, daß die Urniere bereits in der Embryogenese gewisser Säuger, wie z. B. bei der Maus, so stark rückgebildet erscheint, daß eine

den meisten Fischen lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht sie bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, sowie auch bei

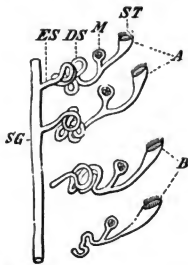


Fig. 300. Schematische Darstellung der erst sekundär erfolgenden Verbindung der Urnieren-Kanälchen mit dem Sammelgang SG. Die vorderen zwei bei A haben den Sammelgang schon erreicht, die beiden hinteren (B) noch nicht. DS Drüsenschlinge, ES Endstück derselben, M Malpighi'sches Körperchen, ST Segmentaltrichter.

Amphibien und bei Amnioten gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparate ein; sie wird zum Rete —, sowie zu den Ductuli efferentes (Vasa efferentia) testis, ferner zum Nebenhoden, sowie endlich (bei Amnioten) zu mehr oder weniger rudimentären Gebilden von untergeordneter Bedeutung, nämlich zum Nebeneierstock (Epoophoron), Paroophoron, zu einem oder zu mehreren Appendices vesiculosae (Morgagni'sche Hydatiden) und zur Paradidymis (Giraldés'sches Organ). Daneben kann die Urniere als bleibendes Harnsystem noch fortbestehen (Selachier, Amphibien), oder sie erfährt als Harnsystem eine gänzliche Rückbildung (Amnioten). In diesem Falle entsteht dann, wie bereits in der Einleitung betont wurde, ein drittes Nierensystem, die definitive Niere (Metanephros) zusamt dem ebenfalls neu sich bildenden Harnleiter (Ureter).

Metanephros.

Sämtliche Kanälchen der Urniere, sowie die Tubuli contorti und die Glomeruli der Nachniere entstehen aus einem und demselben, prinzipiell gleichen Gewebe („nephrogenes Blastem“), während die ableitenden Harngänge (Tubuli recti) vom Urnierengang aus ihre Entstehung nehmen. Letzteres gilt auch für die Ureteren und für das bei Säugetieren in die Erscheinung tretende Nierenbecken. Die sogenannte definitive Niere stellt also kein neues Organ dar, sie ist von der Urniere hinsichtlich ihres Bildungsmaterialies nicht verschieden, sondern sie ist nur als eine besondere und mächtige Ausgestaltung des kaudalen Endes der Urniere selbst aufzufassen. — Daraus erhellt, daß die, die Vorniere von der Urniere trennende Kluft eine viel bedeutendere ist, als diejenige, welche beide von der Nachniere trennt, denn letztere ist ja, wie ich ausdrücklich betont habe, im Grunde nichts anderes als ein, in besonderer Richtung differenzierter, allmählich sich loslösender und verlagernder Teil der primitiven Urniere.

Hier wie dort aber herrscht die Tendenz, eine allmähliche Trennung der ausschließlich harnbereitenden

Funktion derselben geradezu auszuschließen ist. In diesem Falle kommen für die Harnausscheidung in die Allantois wohl die reichlichen Allantoisgefäße, und vielleicht auch die Gefäße der Nabelschnur in Betracht.

Teile von solchen anzubahnen, die in den Dienst des Geschlechtsorganes treten.

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsgänge.

Bei gewissen niederen Wirbeltieren (Selachier) differenziert sich aus dem Urnierengang ein zweiter Gang, den man als Ductus Mülleri bezeichnet. Er tritt in wichtige Beziehungen zum weiblichen Geschlechtsapparat und dient hier zur Ausfuhr der Geschlechtsprodukte.

Diese, unter den Gesichtspunkt einer physiologischen Arbeitsteilung fallende Erscheinung läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß der Urnierengang früher bei beiden Geschlechtern sowohl das Sekret der primitiven Harnkanälchen, als auch (mittelst der Nierentrichter) die Geschlechtsprodukte beider Geschlechter, d. h. Eier oder Samenzellen, aufnahm.

Später wurde dann jede der beiden Funktionen auf einen besonderen Gang verteilt, derart, daß der eine mit den Urnierkanälchen in Verbindung blieb, durch dieselben Beziehungen zur Geschlechtsdrüse gewann und so zunächst zu einem Harnsamenleiter wurde (männliche Selachier und Amphibien), während der andere durch die Nierentrichter mit der Leibeshöhle in Verbindung blieb und sich im weiblichen Geschlecht zum Ausführungskanal der Eier gestaltete.

Bei Amnioten emanzipierte sich dann der bisher noch als Harnsamenleiter fungierende Gang vollkommen von der Urniere, welche, wie früher schon erörtert wurde, hier ihre Funktion als Harn-drüse aufgibt und wurde im männlichen Geschlecht ausschließlich zum Samenleiter (Ductus oder Vas deferens). Auch der Müller'sche Gang machte Fortschritte¹⁾, insofern er sich bei den höheren Wirbeltieren (Mammalia) in seinem proximalen Abschnitt zu dem, mit einem Ostium abdominale versehenen Eileiter (Tuba uterina s. Fallopii), in seinem Mittelstück zur Gebärmutter (Fruchthälter, Uterus) und in seinem Endstück zur Scheide (Vagina) differenzierte.

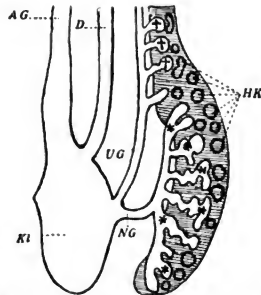


Fig. 301. Schematische Darstellung des genetischen Verhaltens der Urniere zur Nachniere. Mit Zugrundelegung der Darstellung von Schreiner. AG Allantoisgang, D Darm, HK Harnkanälchen im nephrogenen Blastem in der Entstehung begriffen. Der für die Bildung der Nachniere in Betracht kommende Abschnitt des nephrogenen Blastems löst sich später von der übrigen Masse los. KI Kloake, NB Nephrogenes Blastem der Urniere und Nachniere, NG Nachnierengang, †† Ausstülpungen des Urnierenganges, ** Ausstülpungen des Nachnierenganges.

1) Bei den Sauropsiden, wie bei den Anamnia, bleiben die Müller'schen Gänge stets das ganze Leben hindurch getrennt, und dies gilt auch noch für die niedrigsten Säugetiere. Bei den über den Marsupialien stehenden Säugern kommt es in der Regel zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verwachsung der Ductus Mülleri.

Die Entwicklung des Müller'schen Ganges bei Amphibien, Sauropsiden und Mammalia ist zum Teil noch Gegenstand der Kontroverse, allein bei Amnioten scheint doch so viel sicher zu stehen, daß das Vorderende aus einer Rinne des Cölomepithels entsteht, während die Bildung des distalen Abschnittes, unter engem Anschluß an den Urnierengang, durch freies, kaudalwärts gerichtetes Wachstum eines ursprünglich soliden Epithelstranges erfolgt. Dieser löst sich später vom Cölomepithel ab, erhält ein Lumen und bricht in die Kloake durch.

Vom Müller'schen Gang pflegen sich beim Männchen nur kleine Reste zeitlebens zu erhalten. Ich nenne hiervon die sogen. *Vesicula prostatica* s. *Uterus masculinus* der Säugetiere (vergl. die äußeren Geschlechtsorgane und ihre drüsigen Adnexa, sowie die Figur 302, welche eine übersichtliche Zusammenstellung des Verhaltens beider Geschlechter mit der betr. Erklärung gibt).

Geschlechtsdrüsen.

Die weiblichen und männlichen **Generationszellen**, d. h. die **Ei- und Samenzellen**, entstehen durch eine Differenzierung des Cölomepithels.

Diesem sogenannten Keimepithel begegnet man an der dorsalen Wand der Körperhöhle, rechts und links von der Wirbelsäule, bezw. der Wurzel des Gekröses, und indem dasselbe von der freien Oberfläche der Serosa dorsalwärts in das unterliegende mesodermale Gewebe hineinwuchert, kommt es zur Bildung einer männlichen und weiblichen „**Geschlechtsdrüse**“. Beide müssen phylogenetisch eine segmentale Anlage besessen und sich einst über eine größere Zahl von Körpersomitien erstreckt haben (vergl. später den Abschnitt über *Amphioxus*).

Die Geschlechtszellen sind in ihrem primitivsten Zustande völlig indifferenter Natur, im Laufe der weiteren Entwicklung aber kommt es zur geschlechtlichen Differenzierung, und das Resultat ist dann beim Manne die Bildung eines **Hodens** (Testis, Orchis, *Didymis*), beim Weibe diejenige eines **Eierstocks** (Ovarium).

Eierstock.

Die in das unterliegende, aus bindegewebigen und kontraktile Elementen bestehende Stroma einwuchernden Geschlechtszellen ordnen sich zu sogenannten Sexualsträngen an, die aber später in einzelne Haufen zerfallen. Frühe schon zeichnen sich zahlreiche Zellen vor ihren Nachbarn durch besondere Größe aus, und aus diesen, den sogenannten „**Ureiern**“, gehen die späteren Eizellen hervor, während die umgebenden kleineren, zum Teil als Nährmaterial dienenden Zellen eine Art von Follikel um sie herum bilden. Aus diesem Grunde werden sie als Follikelepithel bezeichnet.

Während nun dieses Follikelepithel immer weiter wuchert und bald eine mehrschichtige Lage um das Ovulum bildet, entsteht innerhalb desselben ein Spaltraum, der von einer, von den Zellen abgeschiedenen Flüssigkeit, dem *Liquor folliculi*, erfüllt wird (Fig. 303 S, Lf).

Amnioten.

Legt sich bei sämtlichen Amnioten noch an, erfährt aber auch hier schon in fetaler Zeit als Harnsystem eine vollständige Rückbildung.

Bleibt als Wolff'scher Gang bei allen Amnioten zeitlebens bestehen, gewinnt sekundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben. Zugleich beteiligt er sich einigermaßen am Aufbau des Müller'schen Ganges.

Verliert bei allen Amnioten, und zwar in der Regel schon in embryonaler Zeit, ihre Funktion als Harn-drüse, verschwindet zum großen Teil und geht beim Manne mit dem Rest Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein.

Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum Rete und den Ductuli efferentes (Vasa efferentia) testis, zum Kopf des Nebenhodens und vielleicht zur Appendix epididymidis, resp. epoophori (gestielte Morgagnische Hydatide) in ihrer distalen Partie wird sie zur Paraidymis (Giraldès'sches Organ).

Durch die Vermehrung dieser Flüssigkeit wird der Follikel immer weiter ausgedehnt, und die Follikelzellen liegen nun teils an der Peripherie (Stratum granulosum), teils springen sie, zu einem Hügel (Cumulus oophorus) angeordnet, weit in das Follikellumen vor.

Im Innern dieses Hügels liegt wohlgeboren das Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (Fig. 303 *Ei*, *K*). Es wird von der zarten Dotterhaut, d. h. von der eigentlichen Eimembran und weiterhin von der sogen. Zona pellucida umhüllt. Erstere wird vom Ei selbst gebildet, während letztere wahrscheinlich als eine sekundäre Eihülle zu betrachten und auf die umgebenden Follikelepithelien zurückzuführen ist. Letztere verbinden sich miteinander zu einem die Eizelle umgebenden und dieselbe durch feine Ausläufer ernährenden Syncytium. Die guten Ernährungsbedingungen des Eies erhellen auch aus der Struktur der rings um den Follikel sich erstreckenden, reich vaskularisierten, aus bindegewebigen und glatten Muskelfasern bestehenden Kapsel (Theca folliculi (Fig. 303 *Tf*).

Die prall gefüllten Follikel treten, wenn sie die nötige Reife erreicht haben, an die freie Oberfläche des Ovariums, platzen und entleeren ihren Inhalt in die Bauchhöhle. Von hier aus gelangen dann die Eizellen in den Eileiter, wo sie eventuell befruchtet werden¹⁾.

Durch das Platzen des Follikels reißen die Gefäße der Theca ein, und es entsteht ein Bluterguß in die leere Follikelhöhle. Ringsherum bildet sich ein vom Follikelepithel ausgehender Zellbelag, und indem es im weiteren Fortschreiten dieses Prozesses zur Bildung charakteristischer Elemente („Luteinzellen“) und zur Durchwachsung der hypertrophierenden Epithelzellen durch Bindegewebszüge und Blutgefäße kommt, entsteht das sogenannte Corpus luteum. Bei den meisten Säugetieren ist dasselbe in 4–5 Tagen vollkommen ausgebildet und zeigt dann bei den verschiedenen Tiergruppen eine

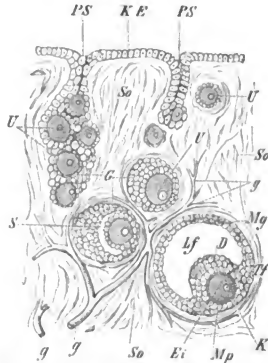


Fig. 303. Entwicklung der Folliculi vesiculosi (Graaf'sche Follikel) bei Säugetieren. *D* Cumulus oophorus, *Ei* reifes Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (*K*). *KE* Keimepithel, *Lf* Liquor folliculi, *Mg* Stratum granulosum, *Mp* Membrana pellucida, *Ps* Sexualstränge, *S* Spaltum zwischen Follikelzellen (*G*) und Cumulus oophorus, *So* Stroma ovarii. Letzteres ist von Gefäßen *g, g* durchzogen, *Tf* Theca folliculi, *U, U'* Folliculi primarii (Ureier).

¹⁾ Die im Ovarium verbleibenden, d. h. nicht zur Befruchtung gelangenden Eier gehen eine Rückbildung ein, und zwar wird dieselbe zum Teil durch das Eindringen von Granulosazellen und Leukocyten in das Ei, wodurch destruktive Vorgänge eingeleitet werden, zum Teil durch die in der Umgebung des Eies reichlich wuchernden Blutgefäße bedingt.

verschiedene Größe, bei allen aber übertrifft es die Größe des betreffenden Follikels, und zwar oft sehr erheblich.

Welche Funktion dem Corpus luteum zukommt, und ob es sich dabei vielleicht um eine Drüse mit innerer Sekretion handelt, ist noch Gegenstand der Kontroverse.

Hoden.

Jene, uns bereits von der Anlage der weiblichen Keimdrüse her bekannten, ursprünglich indifferenten, peritonealen Zellnester und Zellstränge erhalten ein Lumen und werden so zu den sogenannten Samenröhrchen (*Tubuli seminiferi*). Sie werden durch eindringendes Bindegewebe bei verschiedenen Wirbeltiergruppen in verschiedener Weise voneinander getrennt. Das Epithel der Samenkanälchen wird durch zwei Arten von Zellen gebildet, die man als „Stützzellen“ und als Hodenzellen bezeichnet.

Was nun die Samenbildung betrifft, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Spermatozooten ausschließlich aus den großen, rundlichen, protoplasmareichen Hodenzellen entstehen, während die „Stützzellen“ als Nährmaterial fungieren sollen. Sie heißen deshalb auch Nährzellen oder vegetative Zellen.

Die Bildung der männlichen Keimzellen (Samenzellen, Spermatozooten, Samenkörperchen) erfolgt in erster Linie durch einen Kernteilungsprozeß. Aus dem Kern geht der sogen. Kopf, aus dem Nebenkern (*Centrosoma*), welcher sich mit dem Hauptkern der Samenzelle verbindet, das Mittelstück, und aus dem Protoplasma der Samenzelle endlich der fadenartige Anhang, der „Schwanz“ des Spermatozooten, hervor. Letzterer dient als Bewegungsorgan und hat mit dem Befruchtungsvorgang als solchem nichts zu schaffen¹⁾.

Während die aus der Urniere stammenden sog. „Segmentalstränge“ beim Ovarium nur eine vorübergehende Rolle spielen und später wieder wahrscheinlich ganz zugrunde gehen, spielen sie, wie bereits oben erwähnt, im männlichen Geschlecht beim Aufbau der Ausführungskanäle des Hodens und des Kanalsystems des Nebenhodens (*Epididymis*) eine große Rolle. Eine Beteiligung aber am Aufbau der eigentlichen Geschlechtsdrüse, d. h. an den *Tubuli seminiferi* des Hodens selbst, ist vollkommen auszuschließen.

Harnorgane.

Fische.

Bei *Amphioxus* existieren auf jeder Seite mehr als 90 streng segmental angeordnete Kanälchen, welche in jenem unsegmentierten Leibesabschnitt liegen, welcher sich dorsalwärts von den Kiemen-

¹⁾ Der schwanzartige Anhang der Samenzellen besteht aus zwei Fäden, nämlich aus einem Achsenfaden und einem als Schraube oder Bohrer wirkenden, protoplasmatischen Spiralfaden, der den Achsenfaden spiralförmig umwickeln kann. Letzterer kann wieder in eine wechselnde Zahl von kontraktilen Elementarfibrillen zerfallen und stellt stets den wesentlichsten Bestandteil des Schwanzes dar.

spalten zwischen der Darmwand, der Rumpfmuskulatur und der dorsalen Wand des Peribranchial-Raumes hinzieht. Jedes von Wimperepithel ausgekleidete Kanälchen beginnt im Cölom mit mehreren Öffnungen („Trichtern“) und mündet mit je einer, genau branchiomer angeordneten Öffnung im Peribranchialraum aus¹⁾.

Die Cyclostomen sind in ihren Unterabteilungen getrennt zu besprechen.

a) Petromyzonten.

Das Exkretionssystem der Petromyzonten schließt sich sehr nahe an das der Amphibien an, und es steht diesem viel näher, als demjenigen der Myxinoiden.

Die Vorniere entwickelt sich außerordentlich langsam aus 13 Anlagen, zu welchen in kranialer und kaudaler Richtung vielleicht noch gewisse rudimentäre Anlagen hinzukommen. Auch von den 13 deutlichen Anlagen entwickeln sich nur die fünf vordersten zu wirklichen Kanälchen, die kaudalwärts folgenden Anlagen werden rudimentär, kurz nachdem sich zuvor alle 13 mit dem Sammelgang vereinigt haben. Bei ca. 10 cm langen *Ammocoetes* ist die Vorniere auf der Höhe ihrer Entwicklung, gleich-

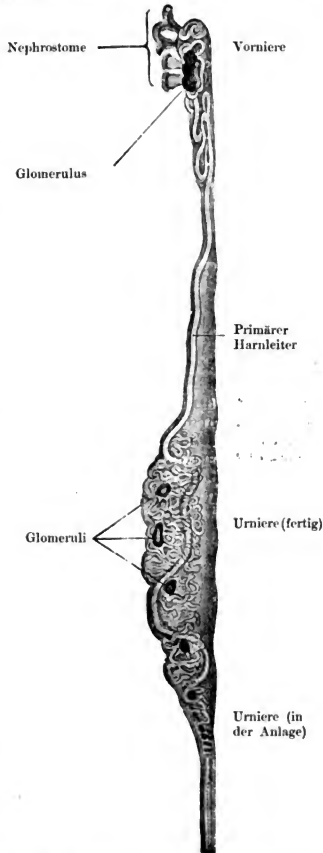


Fig. 304. Das Exkretionssystem von *Petromyzon fluviatilis*, 22 mm lang, von der medialen Seite abgebildet. Nach Wheeler. In der Figur ist nur ungefähr die Hälfte des primären Harnleiters dargestellt. Kaudalwärts von der Vorniere ist der Sammelgang stark gewunden. An der Vorniere sind vier Nephrostome und ein gelappter Glomerulus vorhanden. Zwischen Vorniere und Urnieren liegt eine große, kanälchenfreie Strecke.

1) Ob der Peribranchialraum dem Vornierengang der Cranioten entspricht, ist noch Gegenstand der Kontroverse, und dasselbe gilt für die Behauptung, daß jene epibranchialen Kanälchen der Vorniere selbst homolog sein sollen.

zeitig ist aber auch bereits die aus dem Cölomepithel ihren Ursprung nehmende Urniere gut entwickelt, so daß sich also in diesem Stadium beide Nierensysteme in Tätigkeit befinden.

Die weitere Ausbildung der Urniere erstreckt sich, unter gleichzeitiger Rückbildung der Vorniere, über einen außerordentlich langen Zeitraum, derart, daß caudalwärts immer neue Kanälchen gebildet werden, während am cranialen Ende schon bei 12 mm langen Larven eine Reduktion einsetzt.

Schließlich erstreckt sich auch die Rückbildung der Urniere auf $\frac{2}{3}$ des ganzen Organes.

b) Myxinoiden.

Die Kenntnisse über das Nierensystem der Myxinoiden sind sehr lückenhaft, und es besteht noch keine Sicherheit darüber, ob es nur zur Entwicklung eines oder zweier Harnorgane (Vorniere und Urniere) kommt. Ich gehe deshalb auf keine weiteren Details ein, sondern will nur betonen, daß Beziehungen der Exkretionsorgane zum Generationssystem bei Myxinoiden so wenig als bei Petromyzonten existieren. Die beiden, in ihrer Anlage über die ganze Körperlänge sich erstreckenden und wahrscheinlich in unmodifizierter Form das ganze Leben hindurch persistierenden Vornieren-, bezw. Urnieren-Gänge münden jederseits in den Urogenitalsinus, und die Geschlechtsprodukte werden, wie bereits erwähnt, durch die Pori genitales eben dahin entleert.

Bei den **Teleostiern** hat die atypisch sich anlegende, in ihrer Ausbildung über 1—5 Segmente sich erstreckende Vorniere in weitaus der größten Mehrzahl der Fälle¹⁾ nur eine vorübergehende Bedeutung, insofern die Urniere das bleibende Exkretionsorgan darstellt. Diese, ebenfalls atypisch sich anlegend, liegt zwischen Wirbelsäule und Schwimmblase und stellt ein langes, schmales Band von wechselnder Ausdehnung dar. Sekundäre Verwachsungen zwischen den Organen beider Seiten sind nicht selten.

Der Harnleiter ist im Sinne eines primären Urnierenganges (d. h. eines Vornierenganges) zu deuten und kann mehr oder weniger frei, oder auch ins Nierenparenchym eingebettet liegen. Nach hinten zu fließen die Harnleiter in der Regel zu einer Art von Harnblase zusammen, welche aber z. T. auch von der ektodermal sich anlegenden Kloake aus entsteht. Das Endrohr der Blase mündet meistens hinter dem After, entweder getrennt für sich oder zusammen mit den Geschlechtsgängen, in einem Porus-, oder auf einer Papilla uro-genitalis aus.

Von einer Abgliederung des primären Urnierenganges in einen sekundären Urnierengang, sowie in einen Müller'schen Gang, bezw. von Beziehungen des Exkretionsapparates zum Generationssystem ist bei Teleostiern nichts nachzuweisen, wohl aber ist dies, wie früher schon erwähnt, bei **Selachiern** in der Regel der Fall²⁾.

1) Eine Ausnahme machen nur wenige Teleostier, wie z. B. *Lepadogaster*, *Fierasfer* und *Zoarces*, bei welchen die Vorniere das ganze Leben hindurch persistiert.

2) Die Vorniere der Selachier zeigt stets nur eine spärliche Entwicklung (rudimentärer Charakter). Sie erstreckt sich meistens nur über 3—5, seltener (Raja, Tor-

Der vordere Abschnitt der Urniere setzt sich beim Selachiermännchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung, wird zur Geschlechtsniere, d. h. zum Nebenhoden, und entsendet seine Kanälchen in den vorderen Abschnitt des sekundären Urnierenganges, welcher dadurch zu einem Samenleiter (Ductus deferens) wird¹⁾; der hintere Urnierenabschnitt dagegen, als reines Harnsystem persistierend, entleert sein Sekret durch Vermittelung von besonderen Harnkanälen in den hintersten (kaudalsten) Abschnitt des sekundären Urnieren- oder Wolff'schen Ganges. Beim Weibchen steht die Geschlechtsdrüse in gar keiner Beziehung zum sekundären Urnierengang, und die Eier werden durch die Müller'schen Gänge entleert. (Zur genaueren Orientierung über diese Verhältnisse verweise ich auf die das Urogenitalsystem der Urodelen darstellende Figur 306 A, B.)

Die Niere der Selachier kann zahlreichen individuellen Form- und Größeschwankungen unterliegen, wobei auch zuweilen eine asymmetrische Entwicklung eine Rolle spielt. Es handelt sich dabei, wie es scheint, um gewisse Anpassungsverhältnisse an andere Eingeweide, Tractus intest. etc. Häufig weist der eingekerbte Außenrand auf eine ursprünglich streng segmentale Anlage des Organes hin, und damit stimmt auch die metamere Anordnung der fetalen Nephrostomen überein²⁾.

Bei den **Ganoiden**³⁾ besteht die Vorniere aus einer verschiedenen großen Anzahl von Segmentalkanälchen, wie z. B. bei *Amia* jederseits aus acht bis elf, bei *Lepidosteus* wahrscheinlich aus fünf bis sechs, bei Sturionen aus mindestens sechs.

Während über die segmentale Anordnung der Vorniere noch keine genauen Berichte vorliegen, kann eine solche für die weiter caudal sich anliegende und als definitives Exkretionsorgan persistierende Urniere als sicher gelten.

Die Urniere gewinnt bei Sturionen erst später, d. h. erst nachdem die einzelnen Kanälchen sich mit dem primären Harnleiter verbunden haben, eine Verbindung mit dem Peritonealraum (Nephrostomen), und hierin liegen wichtige Anknüpfungspunkte mit den Urodelen. Die sogenannte „Harnblase“ der Ganoiden stimmt genetisch mit der der Teleostier überein.

pedo) über 7—8 Segmente. Ihre Ausdehnung schwankt übrigens nicht nur innerhalb der einzelnen Familien, sondern auch individuell bei der gleichen Art, ja sogar auf den beiden Seiten desselben Tieres. Eine exkretorische Funktion scheint sie niemals auszuüben.

1) Bei Holocephalen, wo noch primitivere Verhältnisse herrschen, existieren keine Beziehungen der Urniere zu der Geschlechtsdrüse, d. h. es kommt noch nicht zur Entwicklung einer „Geschlechtsniere“.

2) *Carcharias*, *Mustelus*, *Echinorhinus*, *Myliobatis* und *Raja* besitzen keine Nephrostomen. Die sogen. „Harnblase“ der Selachier entsteht aus einer Vereinigung der distalen Abschnitte der primären Harnleiter, welche sich bei männlichen Tieren blasenartig erweitern.

3) Bemerkenswert ist, daß die betreffenden Wimpertrichter oder Nephrostomen der Ganoiden-Vorniere ein doppeltes Verhalten erkennen lassen. Sie öffnen sich nämlich teils in der Bauchhöhle, teils in einem Raum, welcher den mehr oder weniger gelappten, mit der Aorta in Verbindung stehenden Glomus enthält und von der Bauchhöhle gänzlich abgeschlossen ist. Im ersten Falle spricht man von Außentrichtern, im letzteren von Innentrichtern.

Dipnoer.

Bei den Dipnoern, so z. B. bei *Protopterus*¹⁾, liegen die als definitive Harndrüsen fungierenden Urnieren als lange, im Querschnitt platt-ovale Organe seitlich von der Wirbelsäule. Sie beginnen etwas vor der Rumpfmittle fein zugespitzt und verbreitern sich, ähnlich wie bei *Selachiern*, allmählich nach rückwärts. Ihre Außenränder sind glatt. In ihrer Umgebung, namentlich lateralwärts, findet sich ein Mantel von Lymph- und Fettgewebe, welches über die Mittellinie herüber mehrfache Verbindungsbrücken erzeugt und kaudalwärts zu einer, pflockartig in das hinterste Cölomende sich einkeilenden Masse von beiden Seiten zusammenfließt. Nephrostomen fehlen bei ausgebildeten Tieren spurlos. Die Ausführungsgänge werden durch die Urnierengänge repräsentiert. Sie öffnen sich bei beiden Geschlechtern dicht hinter den Mündungen der Geschlechtsgänge durch zwei schlitzartige Öffnungen in die Kloake.

Die morphologische Bedeutung der „Harnblase“ der Dipnoer ist noch nicht sicher festgestellt.

Amphibien.

Wenn sich auch bei den Amphibien die ursprüngliche Vornierenanlage über eine größere Zahl von Leibessegmenten erstreckt, so kommen doch bei Urodelen in der Regel jederseits nur zwei, bei Anuren drei und bei Gymnophionen zwölf bis dreizehn Vornierenkanälchen zur Ausbildung.

Bei keinem anderen Wirbeltier-Embryo sind so typisch gebaute Vornierensegmente bekannt, wie bei den Gymnophionen, und dieses primitive Verhalten prägt sich auch noch in der Urniere aus²⁾. Diese reicht nämlich in Form eines langen, schmalen, varikösen Bandes in der Regel vom Herzen bis zum Vorderende der oft langgestreckten Kloake (Fig. 305, 316). Bei genauerem Studium ergibt sich, daß sie aus einzelnen, in embryonalen Zeit rein segmental (d. h. im Sinne der Gliederung der Stammzone des Körpers) angelegten Knäueln besteht, an denen man je ein *Corpusculum renis* (Malpighii), einen Peritonealtrichter oder ein Nephrostom, sowie einen Ausführungsgang unterscheiden kann.

Bei erwachsenen Tieren persistiert das Verhalten zuweilen im vordersten Nierenabschnitt, während im übrigen Organ durch sekundäre Wachstumsvorgänge später bis zu 20 Trichter in einem einzigen Leibessegment getroffen werden. Die Gesamtzahl der Nephrostomen in jeder Niere mag an tausend oder mehr betragen.

Die Nieren der Urodelen und Anuren liegen, wie überall, dorsalwärts in der Leibeshöhle, dort mehr bandartig in die Länge

¹⁾ Bei *Ceratodus* besteht die Vorniere aus drei ausgebildeten Segmenten und aus der Andeutung eines vierten Segmentes. Sie zeigt viel Ähnlichkeit mit der Vorniere der anuren, bzw. der urodelen Amphibien und besitzt, wie auch diejenige von *Lepidosiren*, nur zwei Nephrostomen.

²⁾ Die Rückbildung der Vorniere fällt bei Urodelen und Anuren zusammen mit dem Beginn der Metamorphose.

gestreckt, hier mehr gedungen, kürzer und in ihrer Ausdehnung auf die mittlere Rumpfgegend beschränkt.

Bei den Urodelen zerfallen die Nieren stets in einen vorderen, schlankeren, und in einen hinteren, kompakteren Abschnitt. Letzterer

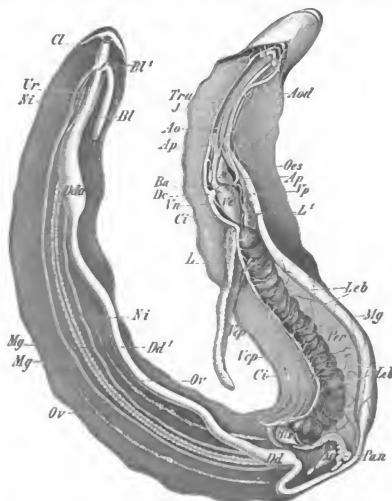


Fig. 305. Der gesamte Situs viscerum von *Siphonops annulatus* (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschnitten und nach beiden Seiten auseinandergelegt. Tractus intestinalis: *Bl*, *Bl'* der vordere größere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Bla* Gallenblase, *Cl* Kloake, *Dd*, *Dd'* Mitteldarm, *Dda* Emldarm, *Leb* Leber, *M* Milz, *Mg* Magen, *Oes* Ösophagus, *Pan* Pankreas, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum). Urogenitalorgane: *Mg*, *Mg* Müller'sche Gänge (Ovidukte), *Ni*, *Ni* Niere, *Ov*, *Ov* Ovarien, *Ur* Ureter. Respirationssystem: *L* rechte, wohl ausgebildete —, *L'* linke, rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea. Zirkulationssystem: *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap*, *Ap* Arteria pulmonalis, *B* Conus arteriosus, *Ci* Vena cava inferior, *De* Ductus Cuvieri, *J* Vena jugularis, *Ve* und *A* Ventrikel und Atrium des Herzens, *Vep*, *Vep* Vena portarum, *Va* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelkanal zum Herzen führt, *Vp* Vena pulmonalis.

fungiert, wie bei Selachiern, nur als Harndrüse (Fig. 306 N), und wird als Beckenniere bezeichnet, der vordere Abschnitt dagegen tritt im männlichen Geschlecht in Beziehung zur Sexualdrüse und wird deshalb schlechtweg Geschlechtsniere (Nebenhoden) genannt¹⁾. Es erstrecken sich nämlich vom Hoden aus samen-

1) Spuren einer segmentalen Anlage dieses vorderen Nierenabschnittes erhalten sich bei erwachsenen Urodelen nur noch spurweise. Im hinteren Nierenabschnitt, sowie im Bereich der ganzen Niere der Anuren ist hiervon nichts mehr zu erkennen.

führende Kanälchen (Fig. 306 A *Ho Ve Ve*), sogenannte Ductuli efferentes (Vasa efferentia), entweder direkt, oder nach vorheriger Bildung eines Sammelganges (†), in das Nierenparenchym hinein und münden hier in die Harnkanälchen. Letztere werden also von dem betreffenden Punkte an, ebenso wie der gesamte, am Vorderende

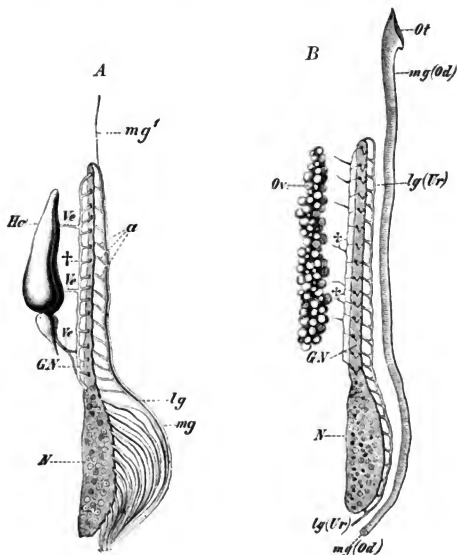


Fig. 306. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (A) und eines weiblichen (B) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von *Triton taeniatus*. Nach J. W. Spengel. *a* Ausführungsgänge der Harnkanälchen, welche sich in den sogen. Leydig'schen Gang *lg, lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungiert beim Weibchen (Fig. B bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia) und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *Ho* Hoden, *mg, mg'* (*Od*) Müller'scher Gang, *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere, *Ot* Ostium des Müller'schen Ganges (Ostium tubae) beim Weibchen, *Ve, Ve* Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia), welche sich in einen Sammelgang † vereinigen.

der Niere beginnende Harnsamenleiter, von Harn und Samen durchflossen (Fig. 306 A *lg, a*). Die Hinterenden der beiden Gänge münden, nachdem sie bei männlichen Urodelen, ähnlich wie bei Selachiern, zuvor noch aus der Beckenniere sehr lange Sammelkanäle aufgenommen haben, bei Urodelen und Anuren

jedes für sich, und auch von den Geschlechtsgängen getrennt, in die Kloake aus.

Bei Anuren ziehen die Gänge, der Lage der Niere entsprechend, auf eine größere Strecke frei durch den Leiberraum dahin und zeigen beim männlichen Geschlecht eine während der Brunstzeit als „Samenbehälter“ dienende, blasenartige Erweiterung („Samenblase“). Von den Beziehungen der Ductus efferentes des Hodens zu den Nierenkanälchen wird beim Geschlechtsapparat die Rede sein.

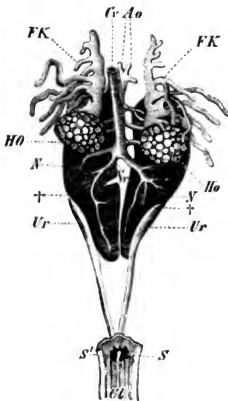


Fig. 307.

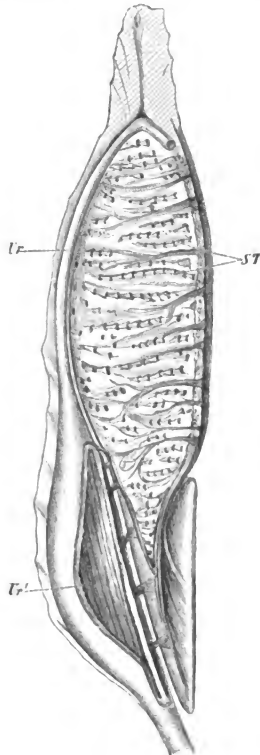


Fig. 308.

Fig. 307. Urogenitalapparat einer männlichen *Rana esculenta*. Ao Aorta, de Vena cava inferior, FK, FK Fettkörper, Ho, Ho Hoden, N N Nieren, S, S' Ausmündung der Ureteren in die Kloake (Cl), Ur, Ur Ureteren, welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, Vr Venae reventes des Nierenportaderkreislaufes.

Fig. 308. Niere mit Nephrostomen eines männlichen *Discoglossus pictus*. Flächenansicht nach J. W. Spengel. Man sieht auf der der Bauchhöhle zugekehrten freien Fläche bei ST die Nephrostomen (Segmentaltrichter). Ur Ureter, der sich bei Ur' zur sogenannten Samenblase erweitert.

Die formell sehr variable Harnblase¹⁾ der Amphibien entsteht als eine unpaare, ventrale Ausstülpung der Kloakenwand, d. h. sie entwachst demselben Mutterboden wie die Harnblase der Säuger. Gleichwohl aber kann von einer vollkommenen Homologie beider nicht die Rede sein (vergl. das Harnsystem der Reptilien und Säugetiere).

Bei allen Amphibien erhalten sich die Nephrostomen in großer Zahl das ganze Leben hindurch an der vom Peritoneum überzogenen, ventralen Nierenfläche.

Bei Anuren stehen die Nephrostomen nur in der Larvenperiode mit den Harnkanälchen in offener Verbindung, später rücken sie von ihnen ab und münden in die Renalvenen (Vena cava posterior) ein. Durch diese Verschiebung stellt sich die Bauchhöhle der Anuren, wie diejenige der Amnioten, als ein Lymphraum dar, insofern das, vorher dem Körper verloren gehende peritoneale Transsudat nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefäßsystem wieder zugeführt wird und so dem Organismus erhalten bleibt.

Reptilien und Vögel²⁾.

Bei den Sauropsiden — und dies gilt auch für die Mammalia — emanzipiert sich, wie früher schon erwähnt, die Urniere, soweit sie in postembryonaler Zeit sich forterhält, in der Regel gänzlich vom exkretorischen Apparat, während eine neue, jeglicher Nephrostomen entbehrende Niere (**Metanephros**) die Rolle der Harndrüse übernimmt.

Nie erreicht diese Niere die Ausdehnung der, wie wir wissen, bei den Anamnia zuweilen durch die ganze Leibeshöhle sich erstreckenden Urniere, sondern sie stellt in der Regel ein kleineres, kompaktes, oder gelapptes, meistens auf die hintere Rumpfhälfte beschränktes, oder auch ganz in die Beckengegend gerücktes Organ dar. Dies gilt z. B. für die Mehrzahl der Reptilien und für alle Vögel (Fig. 309, 310 N), ja es kann sich das, zuweilen verjüngte Hinterende der Niere unter besonderer Abzweigung des Ureters bis in die Schwanzwurzel hinein erstrecken, wie z. B. bei *Lacerta*, wo es zugleich an der betreffenden Stelle zu einem Zusammenfluß der Organe von beiden Seiten kommt.

1) Wenn man absieht von den Gymnophionen, wo die höchst eigenartige Blase sekundäre Veränderungen durchgemacht hat, und wo ausserdem infolge der Ausstülpungsfähigkeit der Kloake besondere Verhältnisse vorliegen können, sieht man bei den übrigen Amphibien, wie sich die Form und Lagerung der Harnblase dem Situs viscerum anpaßt, so daß man bald einer einfachen Sackform (*Amblystoma*), bald einer unter den mannigfaltigsten Modifikationen sich vollziehenden Teilung der Blase an ihrem Scheitel begegnet (*Salamandra*, *Triton*, sehr viele *Anuren*). Bei *Alytes* und *Bombinator* besteht die Harnblase sogar aus zwei getrennten Schläuchen, die erst nahe an der Ausmündungsstelle zusammentreffen.

2) Die in sehr früher Fetalzeit sich anlegende Vorniere bleibt bei allen Amnioten, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, rudimentär und besteht nur sehr kurze Zeit. Ihre Entwicklung ist infolgedessen eine nur sehr unvollständige, und häufig erscheint die Differentialdiagnose zwischen Vor- und Urniere sehr schwierig, ja zuweilen unmöglich. Der rudimentäre Charakter beider Nierensysteme hat seinen Grund in der Organisationsstufe, auf welcher der Embryo das Ei verläßt und geboren wird, d. h. in der hohen Entwicklung, welche die Nachnieren zu der betreffenden Zeit bereits erreicht hat. Die Tätigkeit der Vorniere als Harnorgan ist, zumal bei Säugern, sehr zweifelhaft.

Dem Gesagten zufolge werden sich die Ureteren gar nicht mehr, oder aber mehr oder weniger weit, frei durch die Bauchhöhle erstrecken. Letzteres ist z. B. bei Krokodilen und in noch höherem Grade bei Vögeln der Fall, bei welchen die Niere in die Beckenhöhle förmlich eingegossen erscheint und auf ihrer Dorsalfläche, ähnlich wie die Lunge, das Skelettreilief in umgekehrter Weise repetiert (Fig. 310). Die ventrale, abgeplattete Nierenfläche ist in der Regel gelappt, durch die sich einwühlenden Venen (Fig. 310

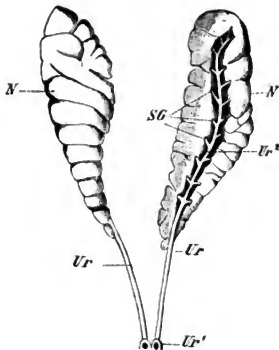


Fig. 309.

Fig. 309. Harnapparat von *Monitor indicus*. Die rechte Niere in natürlicher Lage, die linke um ihre Längsachse lateralwärts gedreht, so daß der Ureter und die Sammelgänge sichtbar werden. Die Harnblase ist weggelassen. *N*, *N* Niere, *SG* Sammelgänge, welche in den Ureter *Ur*² *Ur* einmünden. *Ur*¹ Mündung des Ureters in die Kloake.

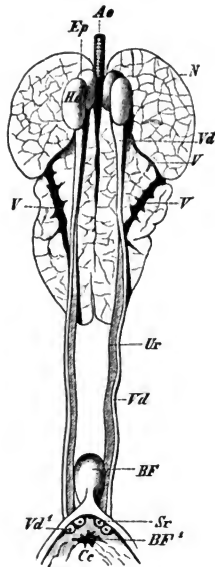


Fig. 310.

Fig. 310. Männlicher Urogenitalapparat von *Ardea cinerea*. *Ao* Aorta, *BF* Bursa Fabricii, welche bei *BF*¹ ebenfalls in die Kloake mündet. *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Ho* Hoden, *N* Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Kloake (*Cc*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Vd* Ductus (Vas) deferens, welcher bei *Vd*¹ auf einer Papille in die Kloake mündet, *V*, *V* durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche.

V, *V*) oft von sehr tief einschneidenden Furchen durchzogen und mannigfach zerklüftet; die Hinterenden beider Nieren können, ähnlich wie bei Lacertiliern, in der Mittellinie zu einer Masse zusammenfließen.

Zwischen rechts und links herrscht durchaus nicht immer eine strenge Symmetrie, und zwar am allerwenigsten bei Schlangen, wo die reich gelappten Nieren, ähnlich wie bei fußlosen Sauriern, eine der Körperform entsprechende, lange, schmale, bandartige Form besitzen.

Eine an ihrem Scheitel mehr oder weniger tief eingekerbte Harnblase kommt fast allen Sauriern (auch den Scinken), sowie sämtlichen Schildkröten zu. Sie entspringt von der ventralen Kloakenwand, fehlt aber in postembryonaler Zeit den Schlangen, Krokodilen und Vögeln¹⁾.

Säuger²⁾.

Bei den Säugetieren liegen die verhältnismäßig kleinen Nieren auf dem *M. quadratus lumborum* und auf den Rippen auf; sie besitzen meistens einen konvexen Außenrand, einen konvexen Hinter- und einen konkaven Innen-, resp. Vorderrand. Dieser wird als Hilus bezeichnet, da an ihm die Blutgefäße und der Ureter ein- und austreten. Der Ureter umschließt mit seinem erweiterten, häufig mehrfach gespaltenen Anfangsstück, mit dem sog. *Calyx*, bzw. mit den *Calyces* (Fig. 311 *Ca*), kleine, papillenartige, in den Hilus renalis vorragende Bildungen, (*Papillae renales*), auf welchen die Harnkanälchen in wechselnder Zahl ausmünden (Fig. 311 zwischen *Pr* und *Ca*). Im weiteren Verlauf fließen die Nierenkelche zu einem größeren Hohlraum, dem *Pelvis renalis* oder dem Nierenbecken, zusammen, und dieses mündet in den zur Blase ziehenden Ureter aus (Fig. 311 *Pe*, *Ur*).

Bei allen Säugern laufen die Ureteren eine größere Strecke weit frei durch die Bauchhöhle und senken sich dann erst in die Harnblase ein. Der Eintrittspunkt befindet sich stets auf der Hinterseite, entweder — und dies ist das häufigere Verhalten — unten und hinten am *Fundus vesicae*, oder weiter nach aufwärts gegen den Scheitel zu. (Über die verschiedenen Lagebeziehungen der Ureteren zu den Geschlechtsgängen bei Marsupialiern und Monodelphen vergl. das Kapitel über die Geschlechtsorgane.)

In embryonaler Zeit stellt die Niere eine vielfach gelappte Masse dar, und dieses Verhalten, das im Sinne einer Oberflächenvergrößerung der Rindenschicht (Ausbreitungsmöglichkeit der Glomeruli) zu deuten ist, kann das ganze Leben bestehen bleiben (*Cetaceen*, *Pinnipedier*, *Ursus*, *Lutra* u. a.), oder es kommt zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluß der Lappen (*Lobi renales* [*Renculi*]), wodurch das Organ ein höckeriges, maulbeerartiges, oder auch ein ganz kompaktes Aussehen gewinnen kann (Fig. 312).

Gleichwohl ist aber in diesem Fall die ursprüngliche Sonderung in Lappen häufig noch mehr oder weniger deutlich auf dem Durchschnitt nachzuweisen. Man unterscheidet nämlich eine in keilförmigen

¹⁾ Die Vögel besitzen in der Embryonalzeit (also nur vorübergehend) eine aus einer Erweiterung des Allantoisstieles hervorgehende Harnblase. Wo eine Harnblase bei Reptilien vorhanden ist, kann sie der Harnblase der Amphibien nicht für vollständig homolog erachtet werden. Sie entspricht vielmehr nur einem Teil derselben, während die aus der Kloake hervorgehende Harnblase der Amphibien (s. o.) der ganzen Allantois als gleichwertig zu erachten ist. Ob die Harnblase der Reptilien physiologisch als Harnreservoir aufzufassen ist, erscheint zweifelhaft, da der Harn als breiige Masse in die Kloake entleert wird und sich dort ansammelt.

²⁾ Im Gegensatz zu allen übrigen Mammalia, wo bei der Urniere keine Nierenrichter mehr zur Entwicklung kommen, treten solche bei der Urniere von *Echidna* noch auf.

Figuren (Fig. 311 *M*, *Pr*), d. h. in sogen. Pyramiden, angeordnete Innenschicht (*Substantia medullaris*) und eine äußere, unter der Form von sogen. Säulen (*Columnae renales* s. Bertini) zwischen die Pyramiden sich hinziehende Rindenschicht (*Substantia corticalis* (Fig. 311 *R*, *B*).

Die *Corpuscula renis* (Malpighii), sowie die gewundenen, von Blutgefäßen umstrickten Harnkanälchen der Säugetierniere liegen in

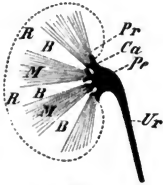


Fig. 311.

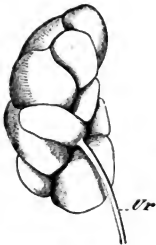


Fig. 312 A.

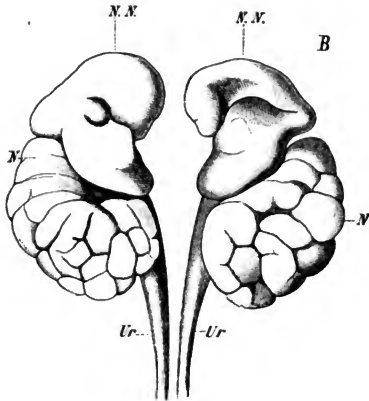


Fig. 312 B.

Fig. 311. Längsschnitt durch eine Säugetierniere. Schema. *Ca* Calyces, *Pe* Pelvis, *R*, *R* Rindensubstanz, *M*, *M* Marksubstanz, in sogenannten Pyramiden (*Pr*) angeordnet. Zwischen die letzteren setzt sich die Rindensubstanz in Form von (Bertini'schen) Säulen (*B*, *B*) hinein fort. *Ur* Ureter.

Fig. 312. A Rechte Niere vom Reh. B Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Ventrale Ansicht. *N*, *N* Nieren, in Lappen zerfallend, *N. N.*, *N. N.* Nebennieren, *Ur*, *Ur* Ureteren.

der Rindensubstanz, die sogen. geraden Harnkanäle dagegen vornehmlich in den Pyramiden, wo sie gegen die Papille hinab unter beherrlichem Zusammenfluß immer größere Sammelgänge erzeugen.

Was die Harnblase anbelangt, so fungiert als solche bei Monotremen und Marsupialiern die Allantois. Diese wird nämlich in nachembryonaler Zeit ganz in die Leibeshöhle aufgenommen, und nimmt mit dem fortschreitenden Körperwachstum des Tieres absolut, aber nicht relativ, an Größe zu.

So begegnen wir also auch hier wieder Verhältnissen, welche auf Reptilien zurückweisen.

Im Gegensatz dazu ist die Harnblase der plazentalen Säuger, wie dies schon früher genauer ausgeführt wurde, zum größten Teil als eine Neuerwerbung zu betrachten¹⁾. Sie entsteht so, daß der ursprünglich einheitliche Kloakenraum durch einwachsende Falten in einen ventralen und in einen dorsalen Abschnitt zerlegt wird. Aus dem ersteren geht die Harnblase, aus dem letzteren der spätere Mastdarm hervor, und beide rücken im Lauf der Entwicklung durch das sich bildende Mittelfleisch (Peritoneum) immer weiter auseinander. Die Harnblase der Säuger ist also wesentlich, wenn nicht ganz, entodermalen Ursprungs, und die Bildung der Harnröhre geht aus derselben Anlage, wie die Harnblase selbst hervor.

Geschlechtsorgane.

Fische und Dipnoër.

Bei **Amphioxus** bleiben die auf jeder Seite des Pharynx und des Darmes liegenden, aus dem ventralen Abschnitt der Somiten hervorgehenden Geschlechtsdrüsen (Gonaden) lange auf einer indifferenten Entwicklungsstufe stehen. Sie zeigen eine streng segmentale Anlage und besitzen einen Pfortaderkreislauf, bei welchem die vorderen und hinteren Kardinalvenen in Betracht kommen.

Die reifen Ovarien und Hoden lassen sich schon bei der Betrachtung des Tieres von außen als rundliche, dem unteren Rand der Myotome ansitzende Ballen unterscheiden, in deren Hohlraum (Keimhöhle) die Geschlechtsprodukte sich bilden. Sie sind von einem Blutmantel umgeben und stimmen, was die äußeren Formverhältnisse betrifft, bei beiden Geschlechtern fast vollkommen überein. Jeder Gonadenabschnitt entleert von Zeit zu Zeit seinen Inhalt unter Bildung einer Öffnung in die Peribranchialhöhle, von wo aus die Produkte, da keine Geschlechtsgänge zur Ausbildung gelangen, durch den Porus entleert werden.

Es ist sehr bemerkenswert, daß die Gonaden nebenbei auch Exkrete liefern. Ob und in welcher Richtung aber eine Parallele mit der Vor- und Urniere der Cranioten möglich ist, läßt sich vorläufig nicht sicher entscheiden.

Die Geschlechtsdrüsen der **Cyklostomen**, welche von dem Harnapparat streng geschieden sind, stellen ein langes, in der Regel unpaares²⁾, an der dorsalen Darmseite durch ein peritoneales

¹⁾ Das unterste Ende des proximalwärts an die Blase sich anschließenden Allantoisstieles („Urachus“) wird ebenso, wie dies auch für die Endstücke der Urnierengänge gilt, in die Anlage der Blase noch miteinbezogen, während der weitaus größere Rest des Allantoisstieles unter Verlust seines Lumens rückgebildet und in das sogenannte Ligamentum vesico-umbilicale medium umgewandelt wird.

²⁾ Der Geschlechtsstrang der Cyklostomen ist nicht immer unpaar, sondern zeigt sich bei Myxinoiden hier und da doppelseitig entwickelt. Dies weist darauf hin, daß die noch rein hermaphroditischen Vorfahren der Myxinoiden ein paariges Geschlechtsorgan gehabt und eine größere Zahl kleinerer Eier produziert haben müssen. Wahrscheinlich produzierte der proximale (craniale) Abschnitt der Geschlechtsdrüse Eier, der distale

Mesoarium, resp. Mesorchium suspendiertes Organ dar, welches zwischen den Nieren seine Lage hat. Die Geschlechtsprodukte gelangen durch die Pori genitales, welche bei Petromyzonten an der Spitze einer länglichen Papille sitzen, nach außen.

Alle Myxinen zerfallen auf Grund des Baues ihrer Geschlechtsorgane in folgende drei große Gruppen: 1. in Männchen, 2. in Weibchen, 3. in Sterile. Bei den Männchen ist der kaudalwärts liegende Hoden gut entwickelt, während das oralwärts liegende Ovarium entweder gar nicht entwickelt, oder degeneriert ist. Bei den Weibchen verhält es sich umgekehrt. Die sterilen Myxinoiden bringen entweder gar keine Geschlechtszellen zur Reife, oder degenerieren diese nach ihrer Anlage. Es handelt sich also um einen rudimentären Hermaphroditismus¹⁾.

Bei den übrigen Fischen gehören unpaare Geschlechtsdrüsen zu den Ausnahmen, und stets ist die ursprüngliche Anlage, wie bei allen übrigen Vertebraten, eine paarige, bilateral symmetrische.

Diese kann dadurch sekundär eine Störung erleiden, daß sich während der weiteren Entwicklung nur das Organ der einen Seite ausbildet, oder aber auch, daß beide in der Mittellinie zu einer unpaaren Masse zusammenfließen. Zuweilen kommt es auch zu einem asymmetrischen Verhalten zwischen rechts und links.

Das, häufig ungeheure Mengen von Eiern produzierende Ovarium der **Teleostier** bildet in der Regel einen gegen den Kopf zu blind geschlossenen Schlauch, einen Hohl sack, auf dessen Innenwand die Eier auf längs- oder querlaufenden Blättern entstehen, und dessen Rückwärtsverlängerung die „Tube“ ist. Die meist nur kurzen „Tuben“ fließen an ihrem Hinterende häufig zu einem unpaaren Kanal zusammen, und dieser mündet in einem Schlitz, oder auch auf einer Papille aus, welche sich zu einer Röhre („Legröhre“) verlängern kann.

Von einem direkten Vergleich der Eileiter der Teleostier mit den Müller'schen Gängen anderer Vertebraten kann keine Rede sein. Sie entstehen im Bereich verdickter, unmittelbar hinten, d. h. kaudalwärts an die Genitalfalten sich anschließender Strecken des Bauchfellepithels, welche sich sekundär von vorne nach hinten aushöhlen.

Dies geschieht erst, nachdem die lange auf einem geschlechtlich indifferenten Stadium bleibende Genitaldrüse sich in den weiblichen und männlichen Typus gesondert hat²⁾.

(kaudale) Spermatozooten, ohne daß jedoch zwischen beiden Bezirken eine scharfe Trennung bestand. — Später wurden dann die Eier dotterreicher, größer und spärlicher.

Da bei 25% der untersuchten *Ammocoetes* die Geschlechtsdrüse ein zwittriges Verhalten zeigt, so liegt auch hier der Schluß auf alte Zwitterzustände der Vorfahren der heutigen Petromyzonten nahe.

¹⁾ Nach anderen Berichten wäre jedes erwachsene Exemplar von Myxine ein echter Zwitter, entweder mit vorschlagendem männlichem, oder weiblichem Charakter.

²⁾ Das Ovarium kann nur einen Halbsack, oder auch eine ganz solide Masse darstellen, und was die Eier betrifft, so werden sie bei gewissen Teleostier-Gruppen in das Cölon entleert und gelangen dann erst in längere oder kürzere Eileiter. Letztere können auch gänzlich fehlen, und in diesem Fall werden die Eier durch einen paarigen, oder unpaaren Genitalporus entleert (s. das betr. Kapitel).

Die Hoden der **Teleostier**, welche nach Lage und Form mit den Ovarien viel Übereinstimmendes zeigen, stellen stets längliche, im Querschnitt runde, ovale oder dreiseitig prismatische Körper dar, welche dorsalwärts an die Nieren, ventralwärts an den Darmkanal stoßen. Der Ausführungsgang entwickelt sich nicht, wie der Ovidukt, als eine einfache Röhre, sondern als ein Netzwerk anastomosierender Kanäle, deren Endabschnitt sich gewöhnlich in den kaudalen Abschnitt des Nierenausführungsganges öffnet. Die Urniere geht mit der Geschlechtsdrüse keine Verbindung ein¹⁾.

Schließlich sei noch bemerkt, daß bei Teleostiern ein richtiger Hermaphroditismus vorkommt, doch gibt es auch Fische mit inkonstantem Hermaphroditismus, und diese leiten zu den gewöhnlichen Verhältnissen hinüber.

Unter den **Ganoiden** folgt der weibliche *Lepidosteus* dem uns bei den Teleostiern soeben bekannt gewordenen Verhalten.

Bei *Amia* und den Sturionen öffnet sich der Ovidukt mit weiter Trichteröffnung in das Cölon, wahrscheinlich aber — und dies gilt für alle Ganoiden — handelt es sich auch hier um keinen Müller'schen Gang, sondern um Verhältnisse, die sich nahe an diejenigen der Teleostier anschließen. Nähere Untersuchungen sind abzuwarten.

Was das männliche Geschlecht betrifft, so senkt sich bei *Acipenser*, *Lepidosteus* und *Amia* ein vom Hoden ausgehendes, quer gerichtetes Kanalsystem (*Vasa efferentia*) in einen in der Körperlängsachse verlaufenden Gang ein, und von diesem aus mündet eine zweite Serie von Querkanaln in die Niere (Urniere), bzw. in die Malpighi'schen Kapseln derselben, so daß der Ausführungsgang als Harnsamenleiter fungiert und hierdurch an Selachier und Amphibien erinnert.

Bei den **Dipnoën** liegen die langgestreckten, von Fett- und lymphadenoidem Gewebe umhüllten Geschlechtsdrüsen an die laterale Seite der Nieren enge angeheftet. Im geschlechtsreifen Zustande nehmen sie so an Umfang zu, daß sie den Darmkanal ventralwärts unschließen. Das Verhalten der weiblichen Genitalorgane ist aus der Fig. 314 A, ohne weiteres ersichtlich. Ovarien und Müller'sche Gänge erstrecken sich in gleicher Länge durch den Leibraum. Kaudalwärts konvergieren die Müller'schen Gänge und münden an der Papilla urogenitalis aus. Im Folgenden sollen die Verhältnisse des männlichen *Lepidosiren* geschildert werden, und ich will gleich hier bemerken, daß sie sich mit denjenigen von *Protopterus* im wesentlichen decken²⁾.

1) Weitauß die meisten Teleostier legen Eier, doch gibt es auch lebendig gebärende. Der Seestichling baut sich zum Schutz der Brut ein Nest, und dieses wird aus dem hart werdenden Sekret der Niere gebildet, welches letztere zur Fortpflanzungszeit einen Funktionswechsel eingeht. Bei *Syngnathus* (Seenadel) und *Hippocampus* (Seepferdchen) werden die Jungen in einer Tasche an der Bauchseite des Männchens und bei dem Weibchen von dem ebenfalls zur Gruppe der Büschelkiemer gehörigen *Solenostoma* in einer solchen zwischen den Bauchflossen geborgen. Bei den Siluroiden werden sie von dem männlichen *Arius* im Pharynx getragen, und bei dem Weibchen von *Aspredo* finden sich die Eier der zarten Bauchhaut angeheftet.

2) Über die männlichen Geschlechtsorgane von *Ceratodus* fehlen genauere Nachrichten.

Der leicht geschlängelte, zylindrische, spermaproduzierende Abschnitt des Hodens liegt, in eine Fettfalte eingeschlossen, ventral von der tiefschwarzen Urniere. Sein Vorder- und Hinterende ist abgerundet, und von letzterem erstreckt sich eine abgeplattete röhrenartige

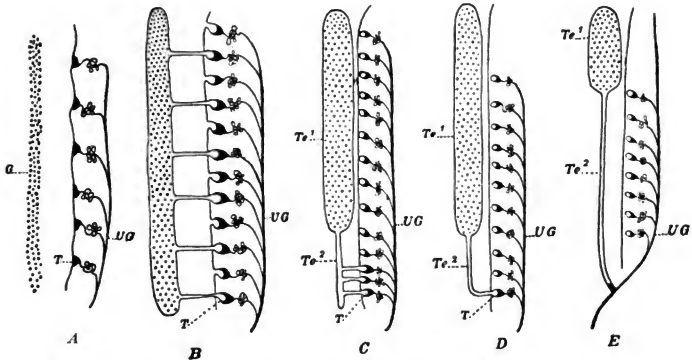


Fig. 313. Schematische Darstellung des Urogenitalsystems bei Teleostiern, Ganoiden und Dipnoërn. Nach J. Graham Kerr. *T* Nephrostomen, *G* Gegend der Geschlechtsdrüsenanlage, *Te*¹ samenproduzierender (rostraler) Abschnitt des Hodens, *Te*² „Regio vesicularis“ (Graham-Kerr) (kaudaler) Abschnitt des Hodens, *UG* Urnierenang. **A** Primitiver (hypothetischer) Zustand, wo die Geschlechtsprodukte in die Leibeshöhle entleert und von hier aus durch die Nierentrichter nach außen gelangen. **B** Bildung der Malpighi'schen Kapseln (= Cölo-derivate), welche mit der Leibeshöhle noch in Verbindung stehen. Die Geschlechtsdrüsenanlage hat sich zum Hoden entwickelt, der sich zwar von seinem peritonealen Mutterboden abgeschnürt hat, aber gleichwohl mit demselben durch gewisse Malpighi'sche Kapseln mittelst Querkanälen (Vasa efferentia) noch in Verbindung geblieben ist. *Acipenser* und *Lepidosteus* zeigen prinzipiell dieses Verhalten der Vasa efferentia. Verbindungen der letzteren untereinander sind in der schematischen Abbildung weggelassen. **C** Die Urnieren stehen nicht mehr durch Nephrostomen mit dem Cölo in Verbindung. Der Hoden zeigt eine Teilung in zwei Regionen, eine vordere, samenbereitende und eine hintere („Regio vesicularis“, Kerr). Die Vasa efferentia sind verschwunden mit Ausnahme einiger weniger, welche im Bereich des kaudalen Endes der Portio vesicularis liegen. **D** Die Verbindung des Hodens mit dem Urnienensystem ist auf ein einziges Vas efferens am hintersten Ende der Pars vesicularis testis reduziert (Prototerus). Im natürlichen Verhalten kommuniziert das Vas efferens mit verschiedenen Urnierenkanälen. **E** Ähnliches Verhalten wie in **D**, allein die Verbindung der *P. vesicularis testis* mit dem Urnienensystem wird hier durch einen einzigen, weiten Kanal gebildet und ist so eine direkte geworden (*Polypterus*, *Teleostier*).

Verlängerung nach hinten, um unter Konvergenz mit ihrem Gegenstück, und in eine bindegewebige Scheide eingeschlossen auf der Papilla uro-genitalis an der dorsalen Kloakenwand auszumünden. Dieser hintere, schmälere Abschnitt ist viel kürzer als der vordere und wird als „blasige Partie“ des Hodens dem vorderen, spermaproduzierenden Abschnitt gegenübergestellt¹⁾. Letzterer besteht aus

¹⁾ Bei *Prototerus* ist der vordere Hodenabschnitt bedeutend größer als bei *Lepidosteus*, während die viel kürzere hintere Partie mit ihrem Gegenstück zusammenfließt.

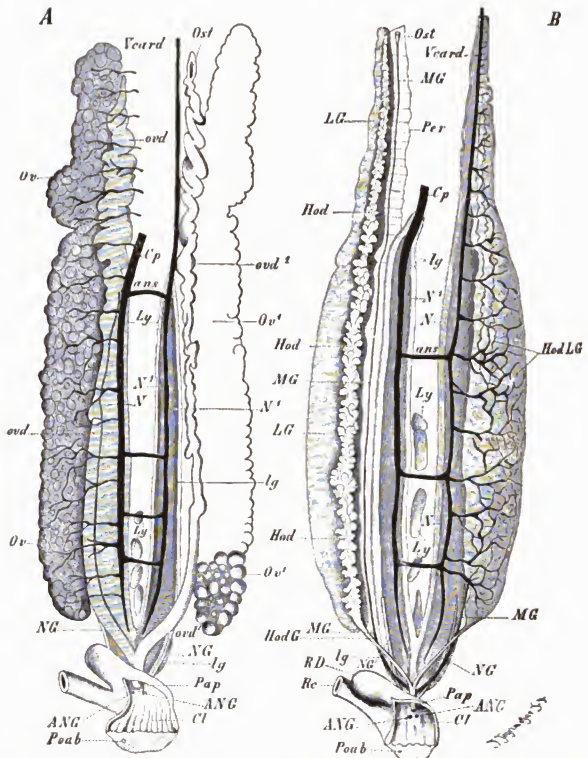


Fig. 314. A weiblicher, B männlicher Urogenitalapparat von *Protopterus annectens*. Nach W. N. Parker; z. T. nach J. Graham-Kerr verbessert. Die Fig. A ist auf der rechten Seite (bei Ov^1) nicht ganz ausgeführt. Bezeichnungen auf Fig. A: Ov , ovd und N Ovarien, Ovidukt und Niere in situ, d. h. vom Bauchfell noch bedeckt. Zahlreiche Venen ziehen zur Vena cava posterior. Ov^1 , ord^1 und N^1 dieselben Organe der linken Seite nach Wegnahme des Bauchfells. Der Ovidukt ist dadurch viel deutlicher geworden und zeigt bei Ost sein Ostium abdominale. Auch die Eier treten bei Ov^1 scharf hervor, sind aber nur im hintersten Bezirk ins Ovarium eingezeichnet. Bezeichnungen auf Fig. B: $Hod LG$ Hoden, von lymphadenoidem Gewebe bedeckt, N Niere, ebenfalls von Lymphgewebe bedeckt. Hoden und Niere sind dabei in situ, d. h. vom Bauchfell bedeckt zu denken. Linkerseits ist dieses entfernt, so daß man den Hoden (Hod) als langgestreckte, feingelappte Masse, von dem lymphadenoiden Gewebe (LG) umgeben, zu Gesicht bekommt. Innerhalb der Hodenlappen zieht der Ausführungsgang zur Kloake herab, wird bei $Hod G$ als sogenannte „blasige Partie“ frei, fließt weiterhin mit seinem

Gegenstück in der Mittellinie zusammen und mündet auf der Papilla urogenitalis. *Ost* Ostium abdominale des Müller'schen Ganges *MG*. *Per* Abgeschnittenes Peritoneum. Gemeinschaftliche Bezeichnungen: *ANG* Mündungen der Nierenausführungsgänge in der Kloake (*Ci*), *lg* lymphadenoides Gewebe in der Umgebung der Niere (*N*¹), *Ly* dasselbe Gewebe zwischen den Nieren, *NG* Nierenausführungsgänge, *Pap* Papille in der Kloake, *Poab* Pori abdominales, *Re* Rectum, *RD* Rektaldrüse oder Kloaken-Cecum. Gefäße: *Cp* Vena cava posterior, durch Queranastomosen (*ans*) mit der Vena cardinalis (*Vcard*) verbunden. Letztere nimmt rechterseits auf Fig. B das Blut der Geschlechtsdrüse auf.

zahlreichen, rundlichen, mit Auftreibungen versehenen Massen, welche, etwas radiär angeordnet, in den in der Längsrichtung verlaufenden Sammelgang einmünden. Dieser Gang setzt sich kaudalwärts in die „blasige Hodenpartie“ fort. Das erste Viertel der letzteren stellt eine einfache Röhre mit glatter Wand dar, im weiteren Verlauf aber kommt es zu einem Zerfall der Kanalwand, bezw. des Lumens, in mehrere Partien, bis schließlich ein unregelmäßiges, schwammartiges Gefüge mit hohlen Bälkchen resultiert, welches mit dem centralen Kanal-Lumen in Verbindung steht. Im Bereich des hinteren Nierenendes ist dieses Hodennetzwerk komplett in die Nierensubstanz eingebettet und zur Zeit der Fortpflanzung mit Spermatozoonen so dicht erfüllt, daß es zu starken Auftreibungen einzelner Kanalpartien kommt. Von Stelle zu Stelle gehen nach vorwärts-dorsalwärts jederseits 5–6 schief gerichtete Vasa efferentia ab, welche nach kurzem Verlauf mit einer Gruppe von Malpighi'schen Körpern in Verbindung treten, in einzelne Zweige zerfallen und sich mittelst dieser in die Malpighi'schen Kapseln öffnen.

Die oben geschilderten Verbindungen der Niere mit dem Hoden sind auf den hinteren Abschnitt der „blasigen Partie“ des letzteren beschränkt, und stets entspricht hier ihre segmentale Anordnung derjenigen der Harnsammelkanäle, welche zum Urnierengang ziehen, um in diesen schließlich die Spermatozoonen zu entleeren. Diese ganze Einrichtung ist also zweifellos so zu deuten, daß sich der hinterste Abschnitt der Niere im Sinne eines Nebenhodens, d. h. als Geschlechtsniere, von der übrigen Niere (Mesonephros) zu differenzieren beginnt.

Was den Müller'schen Gang anbelangt, so bleiben Spuren von ihm bei erwachsenen Männchen deutlich vorhanden, es erhält sich aber nur das vorderste, trichterartige Ende (Ostium abdominale)¹⁾.

Aus den obigen Betrachtungen folgt, daß Beziehungen zwischen der männlichen Geschlechtsdrüse und der Niere nicht nur bei Selachiern, Ganoiden (*Lepidosteus*, *Acipenser*, *Amia*), den Amphibien und Amnioten, sondern auch bei Dipnoërn existieren.

Ferner ist die Differenzierung der Geschlechtsniere, d. h. des Nebenhodens, bei *Protopterus* eine viel vollständige, mit andern Worten: die Verbindung des Hodenlumens mit der Niere ist auf das hinterste Hodenende beschränkt, und es existiert jederseits nur ein Vas efferens.

1) Bei *Protopterus* erhält sich der vordere und hintere Abschnitt der Müller'schen Gänge. Kaudalwärts fließen die Müller'schen Gänge miteinander zusammen und endigen blind an der Urogenitalpapille.

Jene Verbindung hat also als ein uraltes, charakteristisches Merkmal für alle Vertebraten zu gelten, so daß die Annahme gewiß nahe liegt, daß der negative Befund bei Crossopterygiern und Teleostiern als eine sekundäre Erwerbung zu deuten ist. So kann man also zusammenfassend sagen: „Der ursprünglich eine langgestreckte Form besitzende Hoden erfährt eine Teilung in zwei Regionen: eine vordere, samenbereitende und eine hintere Portion, welche letztere die Samenproduktion aufgab, eine einfachere Struktur annahm und mit ihren stark erweiterten Hohlräumen nur mehr als eine Vesicula seminalis und als ein Ausführgang für die Geschlechtsprodukte fungierte. Das Netzwerk des Hodens verschwand vollständig in der vorderen samenproduzierenden Portion, während die hintere Partie ihre Verbindung mit dem Harnapparat fast bis zu ihrem hinteren Ende aufrecht erhielt“ (Graham Kerr) (Fig. 313 A—E).

Bei der größeren Zahl der **Selachier** sind die weit vorne im Cölon liegenden Ovarien in der Regel paarig, und die Ovidukte, welche als Müller'sche Gänge zu deuten sind, zeigen sich von ihnen stets getrennt. Sie beginnen ebenfalls weit vorne in der Rumpfhöhle, unmittelbar hinter dem Herzen, und zwar mit einem gemeinsamen Ostium abdominalis. Der vordere, die sogen. Schalendrüse einschließende Abschnitt, ist stets schlanker und enger als der hintere, welcher letzterer sich zu einer Art von Uterus ausdehnt, in welchem sich bei den viviparen Haien der Embryo entwickelt. An seinem Hinterende fließt er mit demjenigen der anderen Seite zu einem unpaaren Kanal zusammen und dieser mündet etwas hinter der Öffnung der Ureteren in die Kloake aus.

Jene Schalendrüse liefert einen, das Ei umhüllenden, zu einer festen, hornartigen Masse erstarrenden Stoff. Am stärksten entwickelt ist jene Masse bei den eierlegenden Selachiern, d. h. unter den Haien bei den Scyllii, unter den Rochen bei den Rajidae, und ebenso bei Chimaera; am schwächsten ist sie bei den viviparen Haien. Meist ist die Hornkapsel länglich viereckig und an den vier Winkeln zu spiralig gewundenen Schnüren ausgezogen.

Der stets paarige, symmetrisch angeordnete Hoden der Selachier liegt, in dem Mesorchium aufgehängt, im vordersten Teile der Bauchhöhle, dorsalwärts von der Leber. Er besteht aus zahlreichen Blasen oder Kapseln, in welchen die Spermatozoen entstehen. Zwischen den Organen beider Seiten kann es zum teilweisen Zusammenfluß kommen.

Die quergerichteten Ductuli efferentes (Vasa efferentia) verbinden sich mit den auswachsenden vordersten Urnieren- (Nebenhoden) Kanälchen und ordnen sich zu einem Längskanal, aus dem wieder ein, den Ductuli efferentes an Zahl gleiches Querkanaalsystem entspringt. Letzteres öffnet sich, wie schon bei der Niere näher geschildert wurde, in den Wolff'schen Gang, der somit als Samen-

leiter (Vas deferens) fungiert. Eine aufgetriebene Stelle an dessen kaudalem Ende wird als *Vesicula seminalis* bezeichnet, und an der Stelle, wo er sich in den Urogenitalsinus einsenkt, erzeugt er eine nach vorne (kopfwärts) blind endigende Aussackung, den sogen. Samensack, der sich auf einer Papille in die Kloake öffnet.

Was den Müller'schen Gang der männlichen Haifische betrifft, so macht er einen sehr rudimentären Eindruck. Sein Lumen ist eng, und oft unterbrochen.

Amphibien.

Bei allen Amphibien zeigen die, in der Regel die Längsmittle der Leibeshöhle einnehmenden, rechts und links von der Wirbelsäule liegenden Geschlechtsdrüsen eine paarige, symmetrische Anordnung und richten sich in ihrer Gestaltung im allgemeinen nach der äußeren Körperform. So stellen die Ovarien der Gymnophionen

(Fig. 316 B) lange, schmale Bänder, und die Hoden derselben eine lange Kette kleiner, durch einen Sammelgang perlschnurartig aufgereihter Einzelstückchen dar. Jedes Hodenstück besteht aus einer Reihe kugelliger Kapseln (Fig. 316 K), welche den Samen bereiten und ihn in den durchziehenden Sammelgang ergießen. Aus dem, zwischen je zwei Hodenstückchen frei zutage liegenden Abschnitte des Sammelganges entspringt ein Querkanälchen (*Q*) gegen die Niere (*N N*) herüber und senkt sich in den dort verlaufenden Längskanal (*L L*) ein. Dieser endlich führt den Samen durch ein zweites System von Querkanälen (*Q' Q'*) zu den *Corpuscula renis* (Malpighii), und von hier aus gelangt er weiter durch das Kanalsystem der Niere hindurch in den Harnsamenleiter (*HS*). Mit diesem Verhalten, das ich im Kapitel über das Harnsystem bereits geschildert habe, stimmt auch der

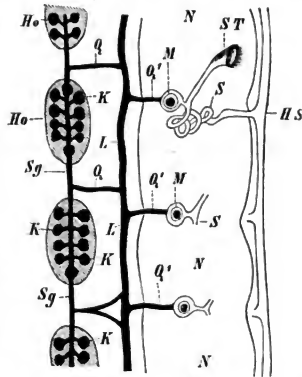


Fig. 315. Schematische Darstellung eines Abschnittes des männlichen Geschlechtsapparates der Gymnophionen. *Ho*, *Ho* Hoden, *HS* Harnsamenleiter, *K*, *K* Hodenkapitel, *M*, *M* *Corpuscula renis* (Malpighi'sche Körperchen), *N*, *N* Niere, *Q*, *Q* austretende Querkanäle, welche sich in den Längskanal *L*, *L* einsenken, *Q'*, *Q'* zweite Serie von Querkanälen, *S* Schleifenkanäle. *Sg* Sammelgang der Hoden, *ST* Segmentaltrichter.

männliche Geschlechtsapparat aller Urodelen (Fig. 306 A *Ho*) und gewisser Anuren (Bufonen) prinzipiell überein. Dabei unterliegt aber der Hoden in seiner äußeren Konfiguration den aller mannigfaltigsten Schwankungen, ist entweder oval, an einem Ende zugespitzt, spindelförmig (Fig. 306 A *Ho*) (Urodelen), oder mehr

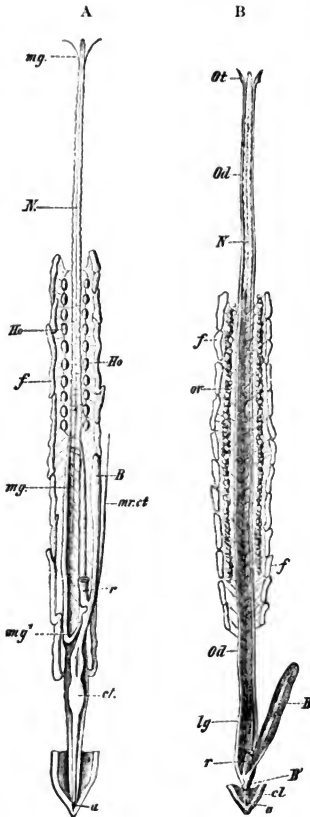


Fig. 316. Das männliche (A) und weibliche (B) Urogenitalsystem von *Epi-erium glutinosum*. Nach J. W. Spengel. *B*, *B* Harnblase, *ct*, *cl* Kloake, die sich bei *a* nach außen öffnet, *ff* Fettkörper, *Ho* Hoden, *lg* Leydig'scher Gang, *mg*, *mg'* der Müller'sche Gang des Männchens, welchem beim Weibchen der Ovidukt *Od* entspricht, *mr. ct* Musculus retractor cloacae, *N* *N* Niere, *Ot* Ostium tubae, *or* Ovarium, *r* Rectum.

rundlich (Anuren) (Fig. 307 *Ho*).

Bei *Rana temporaria* (Sp. fusca) nimmt das Sperm vom Hoden aus seinen Weg durch die Ductuli efferentes zu einem am medialen Nierenrand verlaufenden Längskanal und strömt dann durch die sogenannten Ampullen, d. h. durch die ihres Glomerulus verlustig gegangenen Malpighi'schen Kapseln, sowie durch die Querkanaäle zum Ureter. Ganz anders verhält es sich bei *Rana esculenta*, doch kann auf die genaueren Details hier nicht näher eingegangen werden.

Auch bei *Bombinator* und *Alytes* emanzipieren sich die Ductuli efferentes des Hodens mehr und mehr von dem Harnsystem, d. h. sie senken sich, ohne sich mit den Harnkanälchen zu verbinden, entweder direkt in den Harnleiter ein, oder sie endigen der größeren Mehrzahl nach blind, während sich nur die vordersten mit dem Harnleiter in direkte Verbindung setzen (*Bombinator*).

Bei allen Amphibien männlichen Geschlechts sind die Müller'schen Gänge stets vorhanden, aber nur in mehr oder weniger rudimentärer Form¹⁾. Sie laufen nahe dem lateralen Nierenrand gerade so weit wie die entsprechenden Organe beim Weibchen. Ein Lumen kann vorhanden sein

¹⁾ Nur *Alytes* macht eine Ausnahme, insofern hier die Ductuli efferentes am vorderen Nierenende in die in voller Ausbildung vorhandenen Müller'schen Gänge münden. Mit letzteren vereinigen sich die am kaudalen Nierenende austretenden Harnleiter, so daß man von dieser Stelle an von einem Harnsamenleiter reden kann.

oder fehlen, und dasselbe gilt für die Kommunikation der Müller'schen Gänge mit der Bauch- und Kloakenhöhle¹⁾.

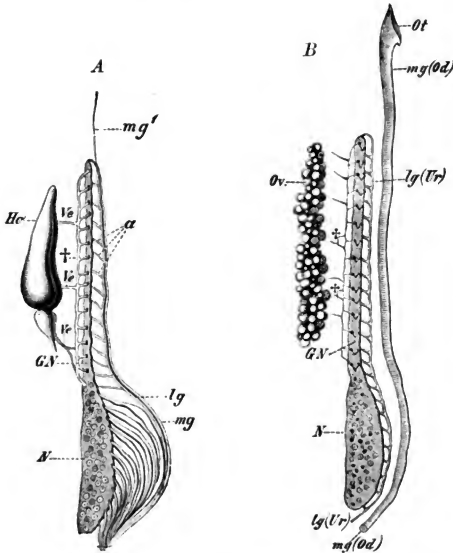


Fig. 317. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (A) und eines weiblichen (B) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von *Triton taeniatus*. Nach J. W. Spengel. *a* Ausführungsgänge der Harnkanälchen, welche sich in den sogen. Leydig'schen Gang *lg*, *lg* (Harnsauleiter) einsenken; letzterer fungiert beim Weibchen (Fig. B bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia) und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *G.N.* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *Ho* Hoden, *mg*, *mg'* (*Ol*) Müller'scher Gang, *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere, *Ot* Ostium des Müller'schen Ganges (Ostium tubae) beim Weibchen, *Ve*, *Ve* Ductuli efferentes testis (Vasa efferentia), welche sich in einen Sammelgang $\dagger$ vereinigen.

¹⁾ Der vordere Abschnitt der männlichen Geschlechtsdrüse unserer einheimischen und auch mancher exotischer Kröten (Gattung *Bufo*) wird von einem Körper gebildet, der aus großen, in allen Beziehungen den jüngeren Eiern des Weibchens gleichenden Elementen zusammengesetzt ist und der deshalb von verschiedenen Autoren als ein „rudimentäres Ovarium“ gedeutet worden ist. Nun trifft man aber jene, einer Reifung absolut unfähigen Eier (Biddersches Organ) auch am vorderen Ende des Ovariums der weiblichen Kröten, und es bestehen auch hier die gleichen Unterschiede von den normalen Teilen des Eierstocks, wie an dem sogenannten rudimentären Ovarium der Männchen: die „Eier“ liegen in einer kompakten Masse in mehreren Schichten übereinander,

Bei Urodelen (*Triton taeniatus*) ist bis jetzt nur ein einziger Fall von Hermaphroditismus bekannt geworden.

Die Ovarien der Urodelen¹⁾ sind immer nach einem und demselben Typus gebaut. Sie stellen einen ringsum geschlossenen,

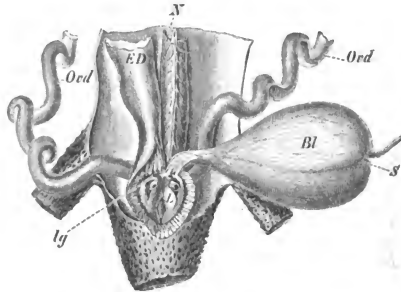


Fig. 318. Kloake einer weiblichen *Salamandrina perspic*, aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Kloake geöffnet. *lg* Ausmündung der Leydig'schen Gänge (Harnleiter), *N* Nieren, *Ord*, *Ord* Ovidukte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille, *S* Blasenfurche.

länglichen Schlauch mit einheitlichem Lumen dar. Im Gegensatz dazu zerfällt das Ovarium der Anuren in eine Längsreihe von (3—20) gänzlich getrennten, hohlen Taschen, oder Kammern, deren Wände die Eier enthalten. Letztere hängen von der Wand aus in die Hohl-

und es fehlt der weite Hohlraum, der das normale Ovarium auszeichnet. — Jene Verhältnisse sind um so schwerer zu deuten, als in den Fällen, wo es bei Anuren, wie z. B. bei *Pelobates*, *Bufo*, *Rana temporaria* und *R. viridis*, zu einer unverkennbaren Zwitterdrüse, d. h. zur Einbettung von, bis zu normaler Größe sich entwickelnden Eiern in die Substanz des Hodens der einen Seite kommt, dies, wie soeben angedeutet, stets auf Kosten der funktionierenden Geschlechtsdrüse geschieht.

Während nun bei den oben erwähnten echten Zwitterbildungen von *Pelobates* und *Bufo* die Geschlechtsgänge in der Regel wie bei gewöhnlichen Männchen entwickelt sind, kommt es bei *Rana temporaria* (seltener bei *R. viridis*) zu einer für ein Männchen ganz ungewöhnlichen Entwicklung der Müller'schen Gänge.

¹⁾ Die Eier des den fußlosen Lurchen angehörigen *Epierium glutinosum* sind von besonderem Interesse, da sie ganz und gar an *Sauropsiden*eier erinnern. Sie sind oval, von auffallender Größe (9 mm lang und ca. 3 mm breit) und besitzen einen mächtigen Dotter. In den Ovidukten werden sie von reichlichem Eiweiß umhüllt, und die zähe Umhüllungsmasse zieht sich an jedem Eipol zu Chalazen aus, wodurch die einzelnen Eier untereinander perschnurartig verbunden werden. Die Eier werden in die Erde abgelegt, und zwar so, daß alle Chalazen nach der Mitte des Eiklumpens zusammengebogen werden. Um den Eiklumpen herumgeschlungen liegt die Mutter und übernimmt so, denselben gegen Feinde und Austrocknung schützend, selbst die Brutpflege. Die Befruchtung erfolgt innerlich (vergl. das nächste Kapitel), und die ganze Eiführung verläuft im Innern des Muttertieres. Sie ist eine meroblastische und erinnert an diejenige der Reptilien und Vögel.

räume hinein und geraten von hier aus in die Bauchhöhle (Gegensatz zu den Teleostiern).

Die Eileiter beginnen weit vorne in der Leibeshöhle mit freier, trichterartiger Öffnung und laufen in der Jugend, sowie außerhalb der Fortpflanzungsperiode, ziemlich gerade gestreckt, in der Brunstzeit aber reichlich geschlängelt und gewunden (Fig. 319 *Od*) nach hinten, am lateralen Nierenrand vorbei zur Kloake. Kurz vor ihrer Ausmündung blähen sie sich häufig zu einem uterus-ähnlichen Körper auf und öffnen sich, nachdem sie sich zuvor wieder verjüngt haben, in der Regel getrennt auf je einer Papille in der Dorsalwand der Kloake (Fig. 319 *Ut. P*). Nur bei der Gattung *Bufo* und *Alytes* fließen beide Ovidukten in einen unpaaren Kanal zusammen. — Über die *Receptacula seminis* und die Kloaken-drüsen s. später.

In dem oben erwähnten aufgetriebenen Abschnitte der Tuben fügen sich die Eier, nachdem sie zuvor von seiten der Eileiterdrüsen einen gallertigen Überzug erhalten haben, zu Ballen (Frösche) oder Schnüren (Kröten) zusammen.

Schließlich sei noch des Fettkörpers gedacht, der bei allen Amphibien in der Nähe der Geschlechtsdrüsen vorkommt und der sich aus adenoider Substanz, Fett, Leukocyten und zahlreichen Blutgefäßen aufbaut. Er entsteht aus einer Proliferation des adventitiellen Bindegewebes der unteren Hohlvene, hat also keine genetischen Beziehungen zum Urogenitalapparat.

Zu den Geschlechtsdrüsen muß er in sehr wichtigen physiologischen (ernährenden) Beziehungen stehen, denn nur so läßt es sich erklären, daß die aus langem Winterschlaf erwachenden und viele Monate lang ohne Nahrung gebliebenen Tiere sofort, d. h. häufig schon in den ersten Tagen des Frühlings, Tausende von Nachkommen zu erzeugen imstande sind.

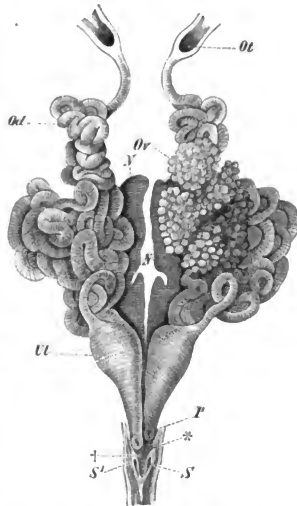


Fig. 319. Urogenitalapparat einer weiblichen *Rana esculenta*. *N* Niere, *Od* Ovidukt, *Ol* Ostium tubae, *Ov* Ovarium (das Ovarium der anderen Seite ist entfernt), *P* Ausmündung des Oviduktes in die Kloake, *S*, *S'* Ausmündungen der Ureteren in die Kloake, welche auf zwei, durch einen tiefen Intervall (+) voneinander getrennten Längsfalten (*) liegen, *Ut* das aufgetriebene, uterusartige Hinterende des Oviduktes.

Reptilien und Vögel.

Bei den Sauropsiden, wie bei vielen anderen Vertebraten, richtet sich die Form der Geschlechtsdrüsen im allgemeinen nach derjenigen des Körpers. So findet man sie bei Cheloniern mehr in die Breite, bei Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern mehr in die Länge entwickelt. Im letzteren Falle — und dies gilt auch für die Lacertilien — zeigen sie insofern ein asymmetrisches Verhalten, als sich die Organe beider Seiten aneinander gewissermaßen vorbeischieben und dadurch statt nebeneinander teilweise hintereinander zu liegen kommen.

Dadurch gewinnt jeder Eierstock einen genügenden Raum zu seiner Entfaltung, und in jenen Fällen, wo es sich um die Entwicklung sehr großer Eier handelt, kommt es sogar zum allmählichen Schwund des Eierstockes der einen Seite, so daß z. B. bei den Vögeln nur noch der linke Eierstock zur vollen physiologischen Funktion gelangt. Mehr oder minder deutliche Reste des rechten Eierstockes und des Oviduktes finden sich bei Nachtraubvögeln, Tauben, Habichten und Papageien.

Das Ovarium der Reptilien stellt einen vom Bauchfell überzogenen, fibrösen Sack dar, dessen Lumen von einem reich vaskularisierten Netz- oder Balkenwerk durchzogen wird. In den so entstehenden Lymphkammern geht die Follikelbildung vor sich.

Am Ovidukt der Chelonier unterscheidet man 1. ein trichterartig erweitertes Ostium abdominale, 2. eine Tuba, 3. eine Pars albuminifera, 4. eine eingeschnürte Stelle (Zwischenstück), 5. eine Camera calcigera (uterus) und 6. eine Pars terminalis.

Bei Sauriern und Ophidiern finden sich: 1. ein trichterartiges Ostium abdominale, 2. eine Tuba, 3. ein Uterus, in welchem die Schale gebildet wird und 4. eine Pars terminalis (Vagina).

Bei Vögeln unterscheidet man dieselben Abschnitte wie bei Cheloniern.

Die obige Einteilung basiert bei allen Sauropsiden im wesentlichen auf dem verschiedenen histologischen Verhalten der Schleimhaut in den einzelnen Abschnitten, doch treten Differenzen während der Fortpflanzungszeit ungleich schärfer hervor, als im Zustand der Ruhe, oder in jugendlichen Stadien.

Von der Urniere und dem Wolff'schen Gange erhalten sich bei weiblichen Reptilien in der Regel nur sehr spärliche, in fettiger Degeneration begriffene Reste von gelbbrauner Farbe¹⁾. Dieselben entsprechen dem Nebenhoden des Männchens und liegen in asymmetrischer Anordnung, d. h. nur in einer Reihe zwischen Ovidukt und Wirbelsäule.

Die Hoden der Sauropsiden stimmen in ihrer Lage mit den Ovarien überein (Fig. 320, 321) und nehmen, wie diese, zur Fortpflanzungszeit an Umfang zu.

Sie stellen kompakte, ovale, rundliche, oder birnförmige Gebilde dar (Fig. 321 *Ho*) und bestehen aus einem Konvolut vielfach ge-

¹⁾ Bei Schlangen und Schildkröten weiblichen Geschlechts persistiert der Wolff'sche Gang in größerer Ausdehnung.

wundener Samenkanälchen, die durch fibröses Gewebe zusammengehalten werden. Bei Vögeln finden sich häufig Größenunterschiede zwischen rechts und links. Am lateralen Hodenrand liegt bei Reptilien (*Lacerta*, *Anguis*) der als Nebenniere zu deutende sogen. „goldgelbe Körper“, und an derselben Stelle sieht man Querkanäle aus dem Hoden hervor- und in den Nebenhoden eintreten (Fig. 321 *Ep*).

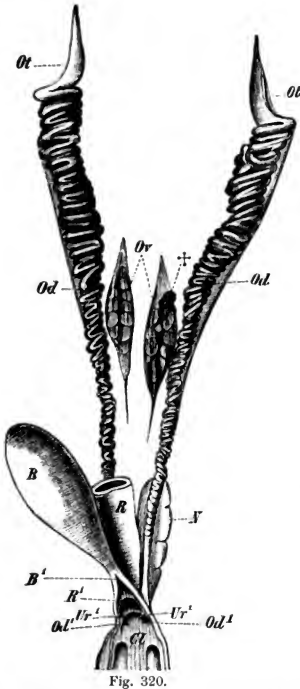


Fig. 320.

Fig. 320. Weiblicher Urogenitalapparat von *Lacerta muralis*. *B* Harnblase, *B'* ihr Hals (aufgeschlitzt), *N*, *N* Niere, *Od* Ovidukte, welche bei *Od'* in die Kloake münden, *Ot* Ostium tubae, *Or* Ovarium, *R* Rectum, *R'* seine Einmündung in die Kloake, *Ur* Ausmündung des Ureters in die Kloake *Cl*, † Rest der Urniere.

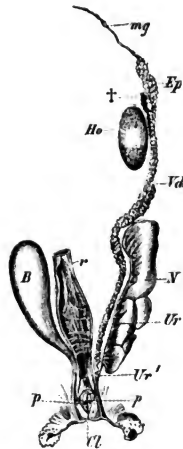


Fig. 321.

Fig. 321. Männlicher Urogenitalapparat von *Anguis fragilis* nach F. Leydig. *B* Harnblase, *Ep* Nebenhoden, *Ho* Hoden, *mg* Rudiment des Müller'schen Gangs, *N* Niere, *p*, *p* Ausmündung des mit dem Ureterende (*Ur*, *Ur'*) vereinigten Vas deferens auf einer Papille der dorsalen Kloakenwand *Cl*, *r* Rectum, *Vd* Vas deferens, † der sogenannte goldgelbe Körper (Nebenniere).

Der Nebenhoden besteht ebenfalls aus vielfach verschlungenen Kanälchen, und aus diesen geht endlich der gerade verlaufende, oder mehr oder weniger stark gewundene Ductus (Vas) deferens hervor

(Fig. 321 *Vd*) und bricht bei Vögeln mit selbständiger Öffnung in die Kloake durch. Bei Lacertiliern fließt er kurz vor seinem Durchbruch mit dem hintersten Ende des Ureters zusammen.

Die Müller'schen Gänge sind in der Regel nur in Rudimenten vorhanden, stimmen aber in ihrer Lage genau mit den weiblichen überein.

Wie bei Amphibien, so finden sich auch bei vielen Reptilien fettige, lymphadenoide Massen im Leibesraum, und vielleicht stehen sie auch hier in physiologischer Beziehung zu den Generationsorganen. Sehr mächtig und mannigfaltig sind sie bei vielen Echsen und liegen hier im Bereich des Beckens. Bei Schlangen erstrecken sie sich meistens durch die ganze Körperhöhle¹⁾.

Säuger.

Bei Säugern erstreckt sich der Geschlechtsapparat nie mehr, wie dies bei niederen Wirbeltiergruppen häufig der Fall zu sein pflegt, durch die ganze Leibeshöhle, sondern er ist auf die Lenden- und Beckengegend beschränkt. Dazu kommt, daß es sich hier, im Zusammenhang mit den innigen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, um eine viel reichere Differenzierung der Geschlechtsorgane handelt, als dies bei den übrigen Wirbeltierklassen der Fall ist. Der Übergang ist jedoch kein ganz unvermittelter, insofern sich bei den niedersten Formen der Säugetiere, d. h. bei **Monotremen** und **Beuteltieren**, manche Anklänge an die Vögel und Reptilien finden.

Dahin gehören, was zunächst die Monotremen betrifft, der ovipare Charakter, ferner die traubige Beschaffenheit des linkerseits stärker entwickelten Ovariums²⁾, die Fortdauer einer Kloake, und das gänzliche Getrenntbleiben der Müller'schen Gänge. Diese können bei höheren Säugern mehr oder weniger miteinander zusammenfließen und sich in drei Portionen differenzieren: Tuba uteri (Ovidukt), Uterus und Vagina. Letztere öffnet sich nach außen, während die Ovidukte mittelst einer trichterartigen, häufig fransenträgenden und mit Flimmerzellen besetzten Öffnung mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

Die Ovarien zeigen bei **Beuteltieren** in ihren verschiedenen Gruppen ein sehr verschiedenes formelles Verhalten. So trifft man

¹⁾ Nicht selten kommt bei Vögeln eine Art von Hermaphroditismus („Androgynie, Hahnenfedrigkeit“) zur Beobachtung. In diesem Fall nimmt dann ein weibliches Tier Gewohnheiten (Stimme, Äußerung des Begattungsstriches etc.) des männlichen an. Hand in Hand damit gehen Strukturänderungen der Geschlechtsorgane, wie vor allem des Eierstockes, welcher keine Geschlechtszellen mehr aufweist; daneben treten Kamm-, Sporenbildungen und Gefiederfärbungen nach Art des Männchens auf. Ein wahres anatomisches Zwittertum ist bei Vögeln (Buchfink) mit Sicherheit nachgewiesen.

²⁾ Die nach Bersten des Follikels in die linke Tube gelangenden Eier der Monotremen besitzen einen Durchmesser von 3–4 mm. Bei Echidna wird in der Regel jedesmal nur ein einziges Ei befruchtet und entwickelt sich weiter. Nach erfolgter Befruchtung wird das Ei von einer dünnen Keratinhülle umgeben und durchläuft seine erste Entwicklung im linken Uterus. Im rechten Uterus wurde nie ein Ei angetroffen, und auch der rechte Eierstock, wenn er auch anschwillt und zahlreiche große Eier produziert, scheint keine Eier durch Bersten der Follikel zu liefern. Auch bei Ornithorhynchus werden nur die Eier des linken Ovariums befruchtet, es finden sich aber in der Regel zwei Eier im linken Ovidukt. Gelege von 3 oder gar von 4 Eiern sollen gefunden worden sein, müssen aber jedenfalls als Ausnahme gelten.

sie bald glatt, bohnenförmig oval, bald, infolge der prominierenden Follikel, höckerig, traubenförmig, oder von Furchen durchzogen, wie

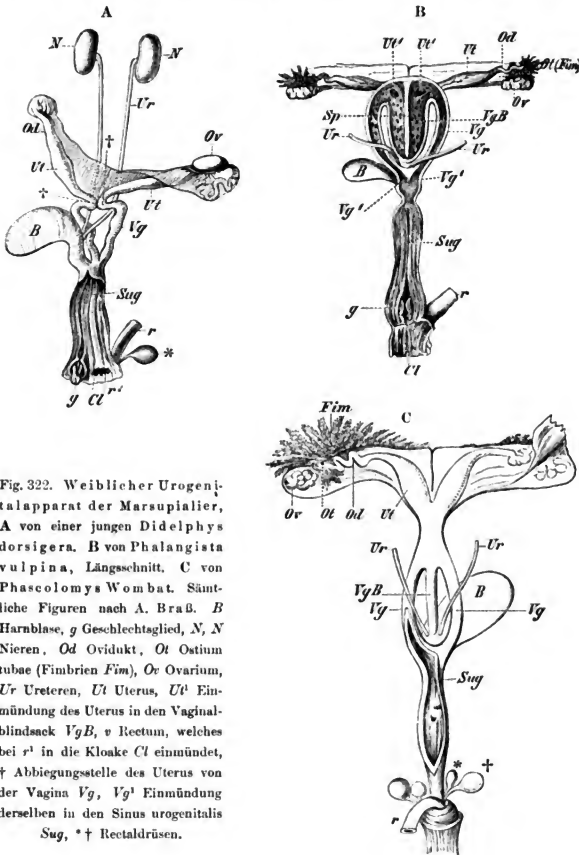


Fig. 322. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialier, A von einer jungen *Didelphys dorsigera*, B von *Phalangista vulpina*, Längsschnitt, C von *Phascalomys Wombat*. Sämtliche Figuren nach A. Braß. B Harnblase, g Geschlechtsglied, N, N Nieren, Od Ovidukt, Ot Ostium tubae (Fimbrien Fim), Or Ovarium, Ur Ureteren, Ut Uterus, Ut¹ Einmündung des Uterus in den Vaginalblindsack VgB, v Rectum, welches bei r¹ in die Kloake Cl einmündet, † Abbiegungsstelle des Uterus von der Vagina Vg, Vg¹ Einmündung derselben in den Sinus urogenitalis Sug, * † Rectaldrüsen.

gerunzelt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß hierbei auch verschiedene physiologische Zustände und Altersstadien eine Rolle spielen.

Was die Vereinigung, d. h. den Zusammenfluß der Müller'schen Gänge betrifft, so ist sie bei den Beutlern noch viel weniger ausgeprägt, als bei den höheren Mammalia, und da es sich dabei, wie oben schon angedeutet, um die Fortdauer phyletisch und ontogenetisch niedriger Zustände handelt, so sollen die Verhältnisse der Didelphiden, welche den Monotremen am nächsten kommen, etwas eingehender beschrieben werden (Fig. 322 A).

Die von den Ovidukten (*Od*) durch eine Anschwellung deutlich abgesetzten, länglich ovalen Uteri (*Ut*) treten mit ihren verjüngten Hinterenden in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammen. An dieser Stelle (Fig. 322 A †) sind sie durch ein Orificium uteri jederseits von einem weiter nach hinten liegenden Ab-

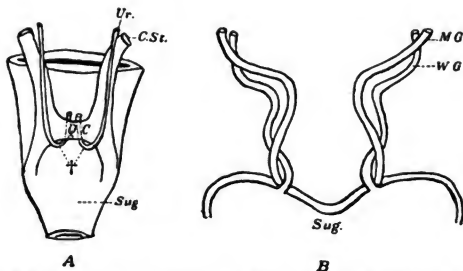


Fig. 323. A Schema der Geschlechtsstränge und der Ureteren von *Phalangista vulpina*, von der Dorsalseite. B Schema des Verlaufes vom Wolff'schen und Müller'schen Gang bei *Phalangista vulpina*. Nach A. J. P. van den Broek. C.St. Geschlechtsstrang (Wolff'scher und Müller'scher Gang). MG Müller'scher Gang, QC Querkommisur, welche die Geschlechtsstränge durch ihren Zusammenfluß erzeugen, Sug Sinus urogenitalis, Ur Ureteren, welche die Querkommisur bei † in kaudo-kranialer Richtung hackenartig umgreifen, um in den Fundus vesicae urin. einzumünden, WG Wolff'scher Gang.

schnitte des Müller'schen Ganges, den man als Vagina bezeichnet, mehr oder weniger deutlich abgesetzt. Die beiden Vaginae (*Vg*) verlaufen entweder gestreckt, oder sie erzeugen eine nach oben gerichtete, henkelartige Krümmung, wenden sich dann nach hinten und senken sich in den Urogenitalsinus (*Sug*) ein. Die Ureteren (*Ur*) laufen, wie bei allen übrigen Marsupialiern, bei welchen eine ähnliche Anordnung der Vaginen auftritt, durch das von letzteren gebildete Tor hindurch zur Blase (*B*), liegen also medianwärts von den Vaginen¹⁾.

Von diesen Verhältnissen aus lassen sich die weiblichen Geschlechtsorgane dieser ganzen Tiergruppe leicht beurteilen. So kann man sich z. B. gut vorstellen, wie sich bei Beutlern von der Art der *Phalangista vulpina* und des *Phascolumys Wombat* (Fig. 322

¹⁾ Bezüglich des Zustandekommens dieser eigenartigen, von dem Verhalten der höheren Säugetiere abweichenden Lage der Ureteren vergl. meine „Vergleichende Anatomie“ VI. Aufl. 1906, S. 617.

B und C) die obersten Enden der knieförmig gebogenen Vaginen im Laufe der Stammesgeschichte immer enger aneinanderlegten und dann anfangen, sich gegen den Sinus urogenitalis nach abwärts zu erstrecken. Dadurch kam es zur Bildung eines stets paarig sich an-

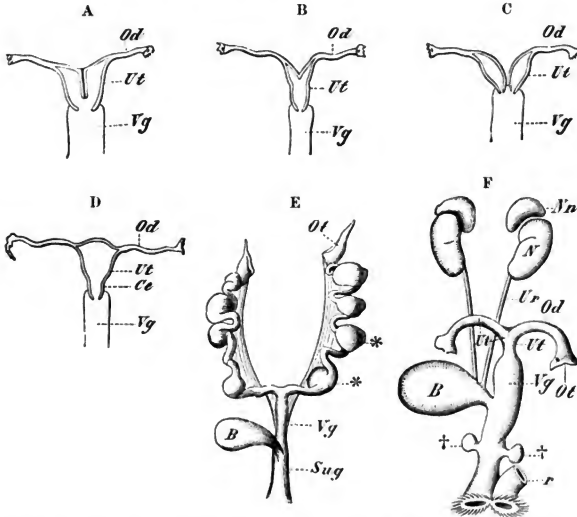


Fig. 324. Verschiedene Uterusformen. A B, C, D Vier Schemata für die verschiedenen Grade der Verschmelzung der Müller'schen Gänge. A Uterus bicornis, B Uterus bipartitus, C Uterus duplex, D Uterus simplex, E weiblicher Urogenitalapparat einer *Mustelina* mit Embryonen (**) im Uterus, F vom Igel. B Harnblase, Ce Cervix uteri, N, Na Nieren und Nebennieren, Od Ovidukte, Ot Ostium tuba, r Rectum, Sug Sinus urogenitalis, Ut Uterus, Ur Ureteren, Vg Vagina, †† accessorische Geschlechtsdrüsen.

legenden Vaginalblindsackes („Sinus vaginalis“) (Fig. 322, B, C Vg B), der bei weiterer Längenentwicklung schließlich auf die obere Wand des Sinus urogenitalis treffen und jene (unter Erzeugung einer sogenannten dritten Vagina) durchbrechen mußte. Dieser Zustand ist bei *Macropus Benetti* und *Billardieri* erreicht¹⁾.

¹⁾ Bei *Halmaturus Benetti* erfolgt die Geburt durch die, ihre paarige Anlage durch ein mehr oder weniger ausgebildetes Septum noch dokumentierende dritte Vagina, welche an ihrem Fundus vor der Geburt noch geschlossen, nach derselben aber geöffnet ist. Wie sich die übrigen Marsupialier bezüglich dieses Punktes verhalten, ist noch nicht genauer bekannt. Bei *Didelphys Azarae* dagegen geschieht die Befruchtung wie die Geburt nur durch die seitlichen Vaginen, und dieses Verhalten gilt wohl für die Mehrzahl der Beutler.

Was nun die über den Marsupialiern stehenden, monodelphen Säugetiere betrifft, so kommt es bei der weitaus größeren Mehrzahl der Fälle an der Grenze des ersten und des zweiten Drittteles der Müller'schen Gänge in der Embryonalzeit zu einer Verschmelzung derselben. Von dieser Stelle aus nimmt dann jener Prozeß seinen weiteren Fortgang, so daß, je nach dem verschiedenen Grade der Verschmelzung, daraus die allerverschiedensten Formen des Uterus, wie dies auf Fig. 324 A--D dargestellt ist, resultieren können. Man spricht von einem Uterus duplex, mit doppeltem Muttermund (die meisten Nager), einem Uterus bicornis, mit gesonderten, vorderen Hälften der Gebärmutter (Fleischfresser, Wiederkäuer, Pferd, Schwein) und einem Uterus simplex. Die Primaten besitzen einen Uterus simplex¹⁾, und in diesem Falle prägt sich die ursprünglich paarige Anlage der Müller'schen Gänge nur noch in den Ovidukten aus, welch letztere eine sehr verschiedene Form und Länge besitzen können.

Der Urogenitalkanal wird zuweilen auch bei placentalen Säugern, wie bei Marsupialiern, sehr lang getroffen (bei Nagern z. B.) und kann an seiner Mündung in die Scheide mit einer mannigfaltig gestalteten Schleimhautfalte versehen sein, die man als Hymen bezeichnet. Dieselbe entspricht in topographischer Beziehung beim männlichen Geschlecht der in das Harnröhrenlumen prominierenden Ausmündungsstelle der Vesicula prostatica (Uterus masculinus), bezw. der Prostata-Drüsen, d. h. dem Colliculus seminalis (Caput gallinaginis) der menschlichen Anatomie. Über das eigentliche Wesen und die Bedeutung des Hymen herrscht noch tiefes Dunkel.

Im Bereich der ventralen (vorderen) Wand des Urogenitalkanals liegt der Kitzler, oder die Clitoris, das weibliche Geschlechts-glied.

Die Ovarien der Monodelphen sind meistens klein, rundlich, oder oval, an ihrer Oberfläche glatt, höckerig, oder gefurcht. Die Stelle, wo die Gefäße und Nerven eintreten, besitzt keinen Bauchfellüberzug und wird als Hilus bezeichnet.

Bezüglich des feineren histologischen Verhaltens der Ovarien, resp. der Eibildung, verweise ich auf das früher Mitgeteilte (vergl. S. 410–412).

Was die Lageverhältnisse des Ovariums zum Bauchfell betrifft, so bestehen bei den Säugetieren zahlreiche Unterschiede. Von einer einfachen Auflagerung an das Peritoneum, oder einer nur sehr wenig tiefen Einsenkung in dasselbe (Kaninchen, Katze z. B.) bis zu einer vollständigen, das Ovarium einschließenden Sackbildung existieren alle Zwischenstufen.

In der Nachbarschaft der Ovarien, der Ovidukte und des Uterus liegen die unter dem Namen des Epoophoron bekannten Reste der Urniere. Es handelt sich gewöhnlich um kleine, blind geschlossene, netzgebildende Schläuche, die durch einen Sammelgang unter sich in Verbindung stehen. Falls der damit in Zusammenhang stehende und in den Sinus urogenitalis, bezw. zwischen Ori-

¹⁾ Auf Grund dieser Tatsachen fallen die beim Menschen hier und da vorkommenden „Mißbildungen“ der weiblichen Geschlechtswege unter den Begriff von Hemmungs-bildungen, resp. von Rückschlägen.

ficium urethrae und Introitus vaginae einmündende Urnieren- oder Wolff'sche Gang bei weiblichen Tieren persistiert, so spricht man, wie oben schon erwähnt, vom Gartner'schen Gang¹⁾.

Was die **männlichen Geschlechtsorgane** der Säuger betrifft, so stimmen die Hoden bezüglich ihres Locus nascendi mit den Ovarien überein. Während nun aber letztere in der weiteren Entwicklung in der Regel nur bis ins Becken herabwandern, können die Hoden eine weitere Verlagerung erfahren, welche man als *Descensus testiculorum* bezeichnet.

Dieser nach der mechanischen, phylogenetischen und bionomischen Seite hin schwer erklärbare Vorgang erfolgt durch Zusammenwirkung sehr verschiedener Faktoren, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Nur soviel sei bemerkt, daß die Verlagerung der Hoden als eine erst in der Reihe der Säugetiere gemachte Erwerbung zu betrachten ist, denn bei Monotremen, gewissen Edentaten, Hyrax, Elefanten u. a. kommt sie noch nicht in Betracht. In ihrem ursprünglichen Verhalten zeigt sich die Hodenverlagerung bei Insectivoren, Nagern, Chiropteren, einzelnen Affen etc., und alles weist darauf hin, daß sie hier zunächst nur periodisch, und zwar nur bei erwachsenen Tieren eintrat. Bis zur Zeit der Reife behalten nämlich die Hoden bei den genannten Tieren ihre ursprüngliche, intraabdominale Lage, nach Eintritt der Reife aber kommen sie in eine nach außen vorgestülpte Partie der inguinalen Bauchwand zu liegen. Zur Zeit der Brunst kehren sie, unter dem Einfluß des obengenannten *Musculus cremaster*, wieder in die Bauchhöhle zurück. Aus diesem Grunde würde sich für den betreffenden Muskel der Name *M. levator s. retractor testis* besser empfehlen.

Jene vorgestülpte, innen vom Peritoneum ausgekleidete Partie der Bauchwand bezeichnet man als Hodensack, oder als *Scrotum*, und da die Ausstülpung beiderseits erfolgt, so resultiert daraus die paarige, doppeltkammerige Natur des *Scrotums*.

Die „Wanderung“ des Hodens, welche also, wie oben bemerkt, ursprünglich beim erwachsenen Tier eintrat, wurde bei anderen Gruppen der Mammalia im Laufe der Phylogenese in immer frühere jugendliche, oder ontogenetische Stadien zurückverlegt. Die Scrotalbildung, einst durch die Hodenverlagerung selbst bedingt, entstand später selbständig und stellt das dar, was man in der Entwicklungsgeschichte als Genitalwülste, oder als äußere Genitalfalten bezeichnet, und aus welchen bei den höchsten Säugern im weiblichen Geschlecht die großen Schamlippen, die *Labia majora*, hervorgehen. Es ist also hier, wie z. B. beim Menschen und bei den Primaten im allgemeinen, die Scrotalanlage, bzw. die konstante extraabdominale Verlagerung der Hoden, zu einer festen und dauernden Einrichtung geworden,

¹⁾ Bezüglich des Beutels der Marsupialier verweise ich auf den betr. Passus im Kapitel über das Integument, die Muskulatur und die Milchdrüsen. Es sei hier nur noch bemerkt, daß die Öffnung des Beutels, in Anpassung an die Lebensweise des betr. Tieres entweder nach vorne oder nach hinten gerichtet sein, und daß sie durch einen Hautmuskel (*Sphincter marsupii*) temporär verschlossen werden kann. Die Milchdrüse selbst steht unter der Herrschaft eines dem *M. cremaster* des Männchens entsprechenden *Musc. compressor* (Teil des *M. transversus abdominis*).

welche unter den Gesichtspunkt einer zeitlichen Verschiebung fllt, wie sie hufig in der Ontogenese zur Beobachtung kommt. Dasselbe gilt fr Beuteltiere, Ungulaten und Carnivoren.

Kommt es zur Rckbildung, resp., wie beim Menschen, zur gnzlichen Verdung des das Scrotallumen mit dem Clom ursprnglich verbindenden Leistenkanales, so ist natrlich jeder Reditus testis unnglich, und die Hoden verharren zeitlebens im Scrotum ¹⁾.

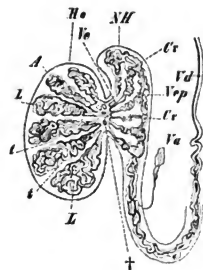


Fig. 325.

Fig. 325. Schematische Darstellung des Sngertierhodens. *A* Tunica albuginea des Hodens, welche nach einwrts die Septula testis *t, t'* und das Mediastinum testis (Corpus Highmori) *+* erzeugt, *Cv* Lobuli epididymidis (Coni vasculosi), die durch den Sammelgang Ductus epididymidis (*Vep*) untereinander verbunden werden, *Ho* Hoden, *L, L* Lppchen der Samenkanle, *NH* Nebenhoden, *Va* Ductus (Vas) aberrans, *Vd* Ductus (Vas) deferens, *Ve* Ductuli efferentes (Vas efferentia) testis, Rete testis (Halleri).

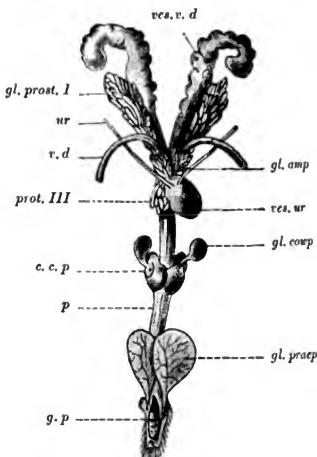


Fig. 326.

Fig. 326. Drsen des mnnlichen Urogenitalapparates von *Mus musculus*. Nach M. Rauther. (Der untere, hintere Teil der Prostata (II) konnte, da er auf der abgekehrten Seite liegt, nicht mit dargestellt werden) 2:1. *c. c. p* Corpus cavernosum penis, *gl. amp* Glandulae ampullarum duct. deferent., *gl. cowp* Glandulae Cowperi s. bulbo-urethrales, *g. p* Glans penis, durch Aufschlitzen der Vorhaut sichtbar gemacht, *gl. praep* Glandulae praeprocinales, *gl. prost. I, III* Glandulae prostaticae, *ur* Ureter, *v. d* Vas (Ductus) deferens, *ves. ur* Vesica urinaria, *ves. v. d* Vesicula vasis (Ductus) deferentis.

Was die Form der Hoden anbelangt, so handelt es sich in der Regel um ovale, oder rundlich ovale Gebilde, welche bezglich ihrer Groe hufig (wie z. B. bei Nagern und Insectivoren) periodischen, nach der Brunstzeit sich richtenden Schwankungen

¹⁾ Da aber auch beim Menschen in Ausnahmefllen, d. h. bei dauernd offenbleibendem Canalis vaginalis, ein Reditus testis mglich ist, habe ich in meiner Schrift „Der Bau des Menschen als Zeugnis fr seine Vergangenheit“ des Nheren errtert und durch Abbildungen illustriert.

unterliegen. Abgesehen aber davon, stehen sie bezüglich ihrer Größe überhaupt nicht immer in geradem Verhältnis zu derjenigen des Körpers.

Die fibröse, unterhalb der *Tunica vaginalis propria* (Derivat des Peritoneum) liegende Außenhülle (Fig. 325 *A*) schickt häufig, aber nicht immer, Ausläufer (Trabekeln) ins Innere (*t*, *t*). Dadurch werden die Samenkanälchen in lappenartige Portionen gesondert (*L*, *L*) und zugleich entsteht ein Gitterwerk, das *Mediastinum testis* (*Corpus Highmori* †), durch welches das *Rete testis* (Halleri), d. h. die *Ductuli efferentes* (*Vasa efferentia*) testis (*Ve*) in den Nebenhoden (*NH*) übertreten. Hier angelangt, ballen sich die Samenkanälchen zu den sogenannten *Lobi epididymidis* (*Coni vasculosi*), und diese werden durch einen Sammelgang, *Ductus* (*Vas*) *epididymidis*, untereinander verbunden (Fig. 325 *Cr*, *Cr*, *Vep*). Aus dem letzten *Lobus epididymidis* geht dann der *Ductus* (*Vas*) *deferens* hervor (*Vd*), und dieser erzeugt an seinem Ende, kurz bevor er sich in den *Sinus urogenitalis* einenkt, drüsenartige Ausstülpungen (*Glandulae ampullarum ductus deferentis* „Samenblasen“). Fig. 326, *gl. amp.*), von welchen später noch weiter die Rede sein wird (s. d. Copulationsorgane).

Jenseits von dieser Stelle werden die Samenleiter als *Ductus ejaculatorii* bezeichnet.

Außer diesem Kanälchen münden bei manchen Säugern Rudimente der Müller'schen Gänge in den *Sinus urogenitalis* (vergl. die entwicklungsgeschichtliche Einleitung).

Beim Menschen erhält sich nur das unterste (hinterste) Ende der Müller'schen Gänge, und zwar unter der Form eines unpaaren, in eine accessorische Geschlechtsdrüse, die **Prostata**, eingebetteten Bläschens, *Vesicula prostatica* (*Uterus masculinus*) (vergl. die accessorischen Geschlechtsdrüsen).

Äußere Geschlechtsorgane, accessorische Geschlechtsdrüsen und Begattungsorgane.

Die Begattungs-Organen der Wirbeltiere gehören mehreren, untereinander morphologisch nicht vergleichbaren Typen an.

Bei männlichen **Petromyzonten** findet sich eine, unter Muskeleinfluß stehende, röhrenartige Verlängerung des *Urogenitalsinus*, deren physiologische Bedeutung nicht näher bekannt ist.

Bei **Selachiern** männlichen Geschlechts tritt noch kein selbständiges Copulationsorgan auf, sondern der betreffende, zur Begattung dienende Apparat („*Mixopterygium*“) ist der Hauptsache nach genetisch auf die Bauchflosse zurückzuführen. Es handelt sich dabei um eine Modifikation der Stammreihe der Flosse, welcher sich aber auch noch Seitenstrahlen und sekundäre Skelettstücke, die ursprünglich mit der Flosse nichts zu schaffen haben, beigesellen können. Jener, bei verschiedenen Gruppen aus einer verschieden großen Zahl, beweglich untereinander verbundener und von einer Rinne durchzogener Knorpelstücke bestehende Apparat zeigt die

Tendenz, sich soviel als möglich aus dem Flossenverbände hervorzuheben. So ragt z. B. bei Squaliden und Rochen oft nur der terminale Abschnitt frei hervor, während bei Holocephalen das ganze Copulationsgebiet aus dem Flossenverband hervortritt.

Der betreffende Knorpelkomplex, mit welchem ein Drüsenapparat in Verbindung steht, unterliegt dem Einfluß eines *M. abductor et extensor*, und auf Grund dessen können die Knorpelstücke in zusammengeklapptem Zustande in die weibliche Kloake und von hier aus weiter in die Eileiter eingeschoben werden. Dort werden die aus einer wechselnd großen Zahl bestehenden Endglieder, nach Art gewisser chirurgischer Instrumente, ausgebreitet, worauf der Samenerguß in die auf jene Weise künstlich erweiterten Ovidukte erfolgt¹⁾.

Bei den Amphibien verdient die Kloake der Urodelen eine genauere Besprechung.

Bei beiden Geschlechtern stellt die Kloake einen Spaltraum dar, der von der äußeren Haut lippenartig umsäumt wird. Die Höhlung selbst kann durch einspringende Falten wieder in verschiedene Unterabteilungen zerfallen. Die Seitenwände der weiblichen Kloake werden von zahlreichen Schläuchen eingenommen, die während der Brunstzeit mit Spermatozoon erfüllt sind (*Receptacula seminis*)²⁾.

Fig. 327. Beckengürtel und Bauchflosse einer männlichen *Chimaera monstrosa*. Ventrale Ansicht. Nach Davidoff. *a-f* Gliedstücke des Basalanhangs, *B* ventraler Beckenteil (*Processus iliacus*), *Mt* Metapterygium, *Pril* dorsaler Beckenteil (*Processus iliacus*), *Ra* Randstrahl (*Propterygium*), *Ra'* Radial des Metapterygiums, *SB* Sägeplatte, 1, 2, 3 Endglieder des zweiten Stückes (*b*) vom Basalanhang.

Beim Männchen sind die Kloakenlippen und die dorsale Wand der Kloakenhöhle von Drüsen vollständig durchsetzt. Diese Drüsen sind besonders stark während der Brunstzeit entfaltet und wölben alsdann die Kloakenlippen mächtig hervor.

Jene Drüsenapparate zerfallen genetisch und histologisch in verschiedene Unterabteilungen, die man als Kloakendrüse im engeren Sinne und als Beckendrüse unterscheidet. Letztere liegt mehr dorsal-kopfwärts und schiebt sich mit einem besonders differenzierten Abschnitt, den man als Bauchdrüse bezeichnet, zwischen Bauch-

¹⁾ Bei Holocephalen kommt zu dem oben geschilderten Apparat noch die sogenannte „Sägeplatte“ hinzu (Fig. 327). Darunter versteht man eine paarig angeordnete, dem vorderen Beckenrand aufsitzende Platte, welche mit Hautzähnen überzogen ist und in einer seichten Grube liegt, aus welcher sie hervorgeklappt werden kann.

²⁾ Bei *Salamandra maculata* und *atra* können die in die *Receptacula* aufgenommenen Spermatozoen 1–2 Jahre lang lebendig und zu verschiedenenmaligen Befruchtungsakten funktionsfähig bleiben.

muskulatur und Peritoneum ein. Diese Bauchdrüse wird, wenn auch nicht konstant und in stark wechselnder Entfaltung, auch bei weiblichen Urodelen angetroffen. Ihre ursprüngliche Zugehörigkeit zur äußeren Haut kann keinem Zweifel unterliegen.

Die wesentlichste Aufgabe aller jener Drüsen besteht darin, eine schützende gallertige Hüllmasse um die zu paketartigen Massen (Spermatophoren) vereinigten Spermatozooten zu bilden¹⁾.

Bei den Anuren ist von einer innerlichen Befruchtung nichts bekannt. Das auf dem Rücken des Weibchens sitzende und dessen seitliche Rumpfwände mit den vorderen Extremitäten krampfhaft umklammernde Männchen ergießt den Samen über die gleichzeitig aus der weiblichen Kloake austretenden Eier.

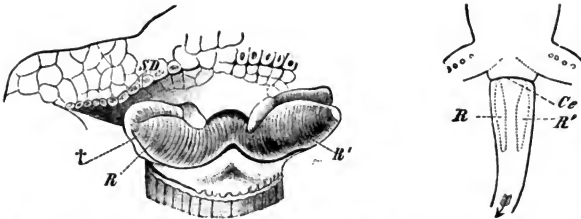


Fig. 328. Die beiden Ruten R , R' von *Lacerta agilis*, in hervorgestülptem Zustande. Nach F. Leydig. Auf Fig. B sind sie durch die punktierten Linien in der Ruhelage, unter der Haut der Schwanzwurzel liegend, dargestellt. Ce Querliegender Kloaschlitz, SD sogenannte Schenkeldrüsen, $†$ die Spiralfurche, welche zum Abfluß des Samens dient. Der Pfeil auf der Figur B deutet die Richtung gegen das Schwanzende an.

Bei den Männchen der Gymnophionen kann die, eine Länge bis zu fünf Zentimetern erreichende und unter der Herrschaft einer reich entwickelten Muskulatur stehende Kloake beim Copulationsprozeß ausgestülpt werden und fungiert dadurch wenigstens temporär nach Art eines äußeren Begattungsorganes.

Bei Reptilien sind ebenfalls accessorische Geschlechtsdrüsen entwickelt.

Blindschleichen, Eidechsen und Amphisbänen besitzen im Bereich der dorsalen und ventralen Kloakenwand mächtig entwickelte Drüsenpakete, die bei den Männchen ihr Sekret in die Samenhöhlen der Ruten ergießen.

¹⁾ Die Begattung der einheimischen Tritonen geht folgendermaßen vor sich: Das Männchen setzt, vom Weibchen gefolgt, mehrere Spermatophoren ab, deren milchweise, stiftförmige Samenmasse aus der glockenartig gestalteten, von der Kloakendrüse gelieferten Gallerthülle hervorsticht. Indem nun das Weibchen darüber hinwegkriecht, bleibt die Samenmasse an den krampfartig geschlossenen Kloakenlippen hängen und gelangt nach kurzer Zeit in die Receptacula seminis. Hier und da kriecht das Weibchen weiter und hängt sich noch einen zweiten, oder dritten Spermatophoren an. Das auf diese Weise aufgenommene Quantum von Sperma mag zur Befruchtung von 100 Eiern genügen, welche vielleicht innerhalb der folgenden 8–14 Tage abgelegt werden. Darauf erfolgt eine erneute Samenaufnahme. Ähnliches gilt auch für den Axolotl, welcher bis zu 1000 und mehr Eier ablegt.

Bei den Schlangen gleichen die Verhältnisse vielfach denjenigen der Lacertilier, in manchen Punkten aber weichen sie davon ab.

Chelonier entbehren der accessorischen Geschlechtsdrüsen vollkommen. Da, wo sogen. Analblasen existieren, dienen sie hydrostatischen Zwecken; sie können der Bursa Fabricii der Vögel nicht als homolog erachtet werden.

Die Krokodile (geschlechtsreife Tiere) besitzen nur Stinkdrüsen (Moschusdrüsen), welche wohl ebensosehr als Schreck- wie als sexuelle Anreizungsmittel dienen. Sie öffnen sich in die Kloake und sollen ausstülpbar sein.

Inwieweit und ob überhaupt die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Amphibien und Reptilien denjenigen der Mammalia homologisiert werden dürfen, steht dahin.

Was die äußeren Begattungsorgane der Reptilien betrifft, so erscheinen sie nach zwei verschiedenen Richtungen entwickelt. Die eine Art besitzen die Saurier, Schlangen, Skinke und Amphisbänen, die andere die Schildkröten und Krokodile.

Bei Sauriern und Schlangen finden sich zwei, aus den seitlichen Partien der vorderen Kloakenlippe hervorgehende (paarige) Penisschläuche, welche sich jederseits dicht am After öffnen und unter der Haut der Schwanzwurzel nach hinten erstrecken. Sie sind höchstens einem Teil des Begattungsorganes der übrigen Amnioten homolog, können ausgestülpt und mittelst eines am blinden Ende des Sackes sich inserierenden Muskels wieder zurückgezogen werden. In ausgestülptem Zustande ist jeder Sack an seiner Oberfläche mit einer spiraligen Furche versehen, welche den Samen in die weibliche Kloake überleitet. Kavernöse Körper existieren nicht.

Bei Schildkröten und Krokodilen ist das Geschlechtsglied unpaar. Es entsteht als basale (paarige) Wucherung der oralen Afterlippe und wird dann weiterhin durch eine verdickte, teils aus fibrösem, teils aus kavernösem Gewebe bestehende und vorstreckbare Partie der ventralen Kloakenwand dargestellt.

Nach vorne zu (kopfwärts) spaltet sich dieser Längswulst in zwei Schenkel, während sein kaudales Ende sich zu einem freien, zungenartigen Vorsprung erhebt.

Seine Oberseite wird von einer Längsrinne eingenommen, an deren vorderstem Teil die Samenleiter ausmünden.

Bei Krokodilen ist jene Längsrinne tiefer und der frei hervorstehende Teil des Längswulstes länger.

Überall finden sich auch im weiblichen Geschlecht, allerdings viel schwächer entwickelt, die Homologa der männlichen Ruten (Clitoris).

Das Begattungsorgan der Vögel schließt sich an dasjenige der Krokodile an und entsteht auch hier von der oralen Afterlippe aus. In ausgebildetem Zustande findet es sich nur bei den straußartigen Vögeln, sowie bei den Lamellirotres, d. h. bei den Entenvögeln. Bei einer Anzahl anderer Vögel ist das Begattungsorgan rudimentär.

Bei *Struthio* handelt es sich, wie bei Krokodilen, um einen besonders ausgebildeten Teil der ventralen Kloakenwand, der hintere, freie Spitzenteil ist aber länger ausgebildet. Auf der Oberseite findet sich ebenfalls jene Rinne, und innerlich wird das Organ von einem starken *Corpus fibrosum*, welches sich nach hinten zu in zwei Hälften sondert, gestützt. Zwischen beiden Hälften herrscht eine große Asymmetrie. Auf der Oberseite des Organs, wie auch am größten Teile seiner Unterseite, liegt ein kavernöser Körper; ersterer ist paarig, letzterer dagegen unpaar, beide aber stehen miteinander in Verbindung.

Bei *Dromaeus* und *Rhea* verhält sich alles im wesentlichen ebenso wie bei *Struthio*, allein in einem Punkt besteht ein wichtiger Unterschied. Es findet sich nämlich an der Spitze des Penis eine Öffnung, welche in einen

langgestreckten, kopfwärts gerichteten Blindsack hineinführt. Dieser endigt an der Basis des Penis mit einer stark gewundenen Partie und besitzt auf seiner Innenseite eine, von zwei stark hervortretenden Lippen begrenzte Rinne, welche eine Fortsetzung jener Rinne vorstellt, die auf der Oberseite des Penis liegt; dieselbe setzt sich jedoch nicht bis an das

blinde Ende des Blindsackes fort, sondern hört eine gute Strecke vorher schon auf. Die Wände des Schlauches sind, soweit die Rinne reicht, kavernös. Auch der Penis der Entenvögel schließt sich eng an den von *Dromaeus* und *Rhea* an. Das *Corpus fibrosum* von *Cygnus olor* ist abgeplattet und in seiner größten Ausdehnung gespalten. Die linke Hälfte reicht weiter, als die rechte. Der Blindschlauch, welcher aus einem ausstülpbaren Teil besteht, liegt unterhalb des linken *Corpus fibrosum*; auch bei *Rhea* erscheint er etwas nach links verschoben. Der freie Teil des Penis ist, wenn der Schlauch zurückgezogen ist, außerordentlich kurz.

Das Fehlen des bei den genannten Vögeln so charakteristischen Blindschlaches bei *Struthio* ist als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten; wahrscheinlich entspricht demselben die oben erwähnte kavernöse Gewebsmasse an der Unterseite des Penis von *Struthio*. Wenn der Penis von *Struthio* also mit demjenigen der Schildkröten und Krokodile eine größere Ähnlichkeit darbietet, als der Penis von *Dromaeus* etc., so beruht dies offenbar auf einer sekundären Rückbildung eines Elementes des ersteren.

Eine Clitoris ist bei den Weibchen der obengenannten Vögel vorhanden. Zwischen dem Begattungsorgan der Reptilien (Schildkröten und Krokodile) und demjenigen der **Monotremen** besteht eine bis jetzt nicht überbrückbare Kluft. Bei letzteren tritt ein langer,

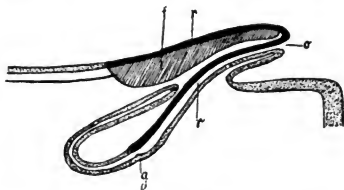


Fig. 329. Schematischer Längsschnitt des Penis und der ventralen Kloakenwand von *Rhea*. Blindschlauch eingestülpt. Nach Boas. Schleimhaut weiß mit schwarzen Punkten, nur die Schleimhaut der Samenrinne schwarz. f *Corpus fibrosum*; g Grenze der beiden Abschnitte des Blindschlaches; o Öffnung des letzteren an der Penis Spitze; r Samenrinne, die sich an der Wand des Blindschlaches fortsetzt.

geschlossener, als eine neue Erwerbung aufzufassender Urogenitalsinus auf, in dessen Boden die Samen- und Harnleiter, sowie die Harnblase einmünden.

Hinsichtlich der einzelnen bei *Echidna aculeata* in Betracht kommenden Details verweise ich auf meine „Vergleichende Anatomie“, VI. Aufl. 1906, S. 633/35. Dasselbe gilt für den Versuch, die Kluft zwischen den Promammalia und den Mammalia auf dem Weg der Hypothese zu überbrücken.

Bei den **Marsupialiern** ist der hintere Kloakenabschnitt rückgebildet, so daß die Öffnung der Penisscheide nicht mehr in der Kloakenwand, sondern an der Körperoberfläche unterhalb des Afters liegt. Ferner hat sich die Öffnung des Urogenitalkanals in die Kloake geschlossen, so daß jetzt Harn und Samen durch die Samenröhre, welche sich mit dem Urogenitalkanal ganz von der Kloakenwand abgelöst hat, fließen muß. Urogenitalkanal und Samenröhre bilden nun einen kontinuierlichen Schlauch. Das Corpus fibrosum ist paarig und kaverneröser Natur, wie auch die Wandung der Samenröhre kavernös ist¹⁾.

Bei einigen weiblichen Formen ragt die bilateral sich anlegende, mit der vorderen Kloakenwand fest verwachsene Clitoris aus der äußeren Kloakenöffnung hervor. Dies gilt namentlich für die Jugendstadien. Sie ist bald einfach, bald in zwei Hälften gespalten, und demselben Verhalten begegnet man auch bei der Eichel verschiedener männlicher Marsupialier. Dabei kann jede Hälfte von dem gleichfalls geteilten Urogenitalkanal durchzogen sein, oder setzt sich der geteilte Kanal jederseits nur als Halbrinne auf jeder Eichelhälfte fort.

Von allen **höheren Mammalia** schließen sich die Nager und Insektivoren im Bau ihres Begattungsapparates am nächsten den Marsupialiern an. Der betr. Apparat liegt, soweit es sich um das Corpus fibrosum und die Samenröhre handelt, ganz außerhalb des Beckens; das Corpus fibrosum heftet sich aber mit seinem vorderen Ende (seiner Wurzel) durch straffes Bindegewebe an den Hinter-(Unter-) Rand beider Sitzbeine — eine Verbindung, welche bei den Marsupialiern fehlt; darin liegt der Hauptunterschied von den letzteren.

Schon in der Reihe der Nager (z. B. bei *Coelogenys paca* und noch mehr bei der Ratte) sieht man, wie sich die Öffnung der Penisscheide allmählich vom After entfernt, um an der Ventralseite des Körpers kopfwärts zu wandern. Von da aus bis zur gewöhnlichen Form des Kopulationsorgans der placentalen Säugetiere ist nun kein weiter Weg mehr. Hier schaut die Penisöffnung ganz nach vorne (kopfwärts), und der Penis selbst liegt horizontal längs der Bauchseite.

Von dieser Form des gewöhnlichen Säugetierpenis ist wieder der „hängende“ Penis der Primaten ableitbar. Bei Affen ist übrigens noch die Hauptmasse des Peniszylinders mit der Bauch-

¹⁾ Die Kloakenöffnung steht unter der Herrschaft eines doppelschichtigen Muskels. Zwischen beiden Schichten liegen die Rektaldrüsen, und ein *M. ischio-cavernosus* kann sich vom Kloakensphinkter abtrennen. Letzterer steht mit dem *Sphincter marsupii* in genetischem Zusammenhang, und beide Muskeln können direkt ineinander übergehen. Außer dem *Sphincter cloacae* besitzt die Kloake zwei glatte Muskeln, nämlich einen *Retractor cloacae* und einen *M. recto-caudalis*.

wand verwachsen, und nur das Ende desselben hängt frei herab. Dies steigert sich beim Menschen gewaltig, indem der weitaus größte Teil frei herabhängt. Dazu kommt, daß infolge des aufrechten Ganges die Richtung der Penisspitze eine andere geworden ist: der Penis des Menschen ist bekanntlich im Ruhezustand kaudalwärts gerichtet. — Nur bei den mit „hängendem Penis“ ausgestatteten Säugetieren, wie z. B. beim Menschen, kann man von einer „Vorhaut“ (Praeputium), d. h. von einer röhrenförmigen, doppelblättrigen Hülle der Eichel sprechen. Bei beiden Geschlechtern finden sich im Praeputialcavum Talgdrüsen.

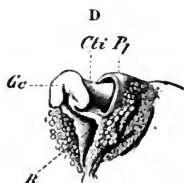
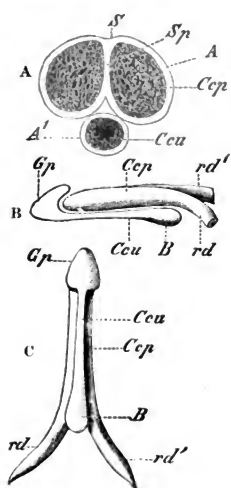


Fig. 330. Die Rute des Menschen, halbschematisch dargestellt. A im Querschnitt, B von der Seite. C von der Ventralseite. D Clitoris von einem Affen (*Cebus capucinus*). A Tunica albuginea penis, A' Tunica albuginea urethrae, Ccp Corpus cavernosum penis, Ccu Corpus cavernosum urethrae, das sich bei Gp zur Glans penis entwickelt und bei B eine Auftreibung (Bulbus) erzeugt, Cli Clitoris, Gl Glans clitoridis, Pp Praeputium clitoridis, R Rinne an der Ventralseite der Clitoris, welche in den Sinus urogenitalis hineinführt, rd, rd' Radices penis, resp. corpora cavernosa penis, S Sulcus dorsalis penis, Sp Septum zwischen den beiden Schwellkörpern des Penis.

Bei den placentalen Säugerembryonen steht der Urogenitalapparat mit der Kloake eine Zeitlang in offener Verbindung, und an deren ventraler Wand erhebt sich der später zum Penis, bezw. zu der Clitoris auswachsende „Genitalhöcker“. Derselbe ist mit einer Samenrinne versehen (Reptilienstufe); später schließt sich die Rinne zum Kanal (Monotremenstufe), und endlich wird der Ausgang des Urogenitalkanals in die Kloake abgeschlossen (Marsupialier und die übrigen Mammalia).

Jene im Bereich des Genitalhöckers liegende und zum Urogenitalsinus führende Rinne erhält sich entweder, wie beim weiblichen Geschlecht, zeitlebens (Fig. 330 D), oder sie wird zu einem Kanal abgeschlossen, wodurch der Sinus urogenitalis eine bedeutende röhrenartige Verlängerung erfährt; im letzteren Fall, der in der Regel

nur das männliche Geschlecht betrifft, entwickeln sich drei Schwellkörper, ein paariger, im Bereich des Geschlechtsgliedes, und ein unpaarer, der Harnröhre zugehöriger (*Corpus cavernosum penis et urethrae*). Im weiblichen Geschlecht wird der Schwellkörper der männlichen Urethra durch die, den Scheideneingang umgebenden sogenannten Vorhofzwiebeln (*Bulbi vestibuli*) repräsentiert. Das weibliche Geschlechtsglied, die Clitoris, besitzt, wie beim Manne, zwei Corpora cavernosa (vergl. Fig. 330)¹⁾.

Am vorderen Ende des Gliedes bildet sich die, starken formellen Schwankungen bezw. verschiedenen funktionellen Anpassungen unterliegende, nicht selten mit allerlei Vorsprüngen oder auch mit Hornspitzen versehene Eichel (*Gp*) (*Glans penis*, resp. *clitoridis*), welche in einer Hautduplikatur, der Vorhaut (*Praeputium*) steckt und mit dem sogenannten Wollustkörperchen (einer besonderen Art von Tastkörperchen) versehen ist.

Die Rigidität des erigierten Kopulationsorganes kann noch dadurch gesteigert werden, daß sich innerhalb desselben, und zumal in der Eichel, ein Knochen (Penisknochen, *Os priapi*) bildet, der in den allermannigfachsten Form- und Größeschwankungen als eine neue Erwerbung sehr vielen Säugetieren zukommt (Nager, Chiropteren, Pinnipedia, Carnivoren und Affen). Auch die Clitoris kann, besonders in den Fällen, wo sie stark entwickelt ist (Carnivoren, einige südamerikanische Affen), oder wo sie, wie bei manchen Insektivoren (*Talpa*, *Sorex*), zahlreichen Rodentia und Prosimiern von der Urethra durchbohrt wird, ein dem *Os penis* entsprechendes Knorpelstück (*Katze*) oder Knochenstück (die übrigen, oben angeführten Säuger) enthalten. Aus jener Durchbohrung der Clitoris resultiert eine vollkommene Trennung der Urethra vom *Canalis urogenitalis*, so daß also letzterer nur noch als Geschlechtskanal funktioniert und mit der Ableitung des Urins nichts mehr zu schaffen hat²⁾.

Accessorische Geschlechtsdrüsen der Säugetiere.

Die accessorischen Geschlechtsdrüsen werden bei keiner einzigen Säugetiergruppe ganz vermißt, schwanken aber bei den verschiedenen Gruppen sehr bedeutend nach Vorkommen, Form und Volumen. Man kann unterscheiden:

¹⁾ Die Schwellkörper des Penis und der Harnröhre sind von Muskeln (*M. bulbosus* und *ischio-cavernosus*) überzogen, die, wie schon früher erwähnt (vergl. das Muskelsystem), aus einer Differenzierung des Kloakensphinkters hervorgehen. Außer jenen Muskeln tritt aber bei verschiedenen Säugern, wie z. B. bei Marsupialiern, Insektivoren, Ungulaten und Cetaceen noch ein vom *Os pubis* entspringender *M. pubo-cavernosus* auf, welcher einen *M. levator penis* darstellt. Auch ein *M. retractor penis* ist zu erwähnen. Dieser Muskel findet sich bei Säugern (Ungulaten, Cetaceen u. a.), deren großer Penis nach seiner Erschlaffung in gekrümmter Lage in die Penistasche zurückgezogen werden muß. Er entspringt von den Schwanzwirbeln, umkreist den After und strahlt auf der Ventralfläche des Penis aus.

²⁾ Bei Walen, wo die Rute in postembryonaler Zeit in das Innere der Leibeshöhle eingestülpt wird, findet sich kein Penisknochen. Auch eine *Glans penis* im Sinne der übrigen Mammalia ist nicht vorhanden, und dies gilt auch für *Halmaturus*, *Bos* und *Felis*. Bei den Feliden ist der Penisknochen rudimentär.

I. Drüsen, die vom Samenleiter ihren Ursprung nehmen:

- a) Ampullendrüsen, welche einer ampullenartigen Erweiterung des Samenleiters aufsitzen, oder in dieselbe eingelagert sind;
- b) Samenleiterblasen (*Vesiculae seminales aetorum*), welche gemeinsam mit dem Samenleiter im *Ductus ejaculatorius* ausmünden.

II. Drüsen, die vom Urogenitalkanal ihren Ursprung nehmen:

- a) Prostata (*Glandulae prostaticae*). Im allgemeinen nur dem männlichen Geschlecht zukommend.
- b) Harnröhrendrüsen (*Glandulae urethrales*). Meist beiden Geschlechtern zukommend.

Sie lassen sich einteilen in:

- 1. Zerstreute Urethraldrüsen;
- 2. *Glandula bulbourethralis* (Cowper'sche Drüse). Morphologisch individualisierte und streng lokalisierte Drüsenmassen.

III. Drüsen der äußeren Geschlechtswerkzeuge und der Inguinalregion. Sie nehmen ihren Ursprung von der Epidermis. (Präputial- und Inguinaldrüsen.) In dieselbe Kategorie gehören auch die Analdrüsen.

Die Ampullendrüsen stellen in der Regel nur lakunen- oder schlauchartig erweiterte Ausstülpungen des zur „Ampulle“ ausgehenden distalen Abschnittes des *Ductus deferens* dar. Sie zeigen eine sehr unregelmäßige Verbreitung und können auch ganz fehlen, wie z. B. unter den Insektivoren, beim Igel, Maulwurf u. a., während sie bei *Sorex* vorhanden sind. Von den Paarhufern besitzen sie nur die Wiederkäuer, von den Raubtieren nur die Marder und Bären. Allgemein verbreitet erscheinen sie bei den Nagern, woselbst sie ein *Convolut* länglicher, freiliegender, verästelter Schläuche darstellen können, welche sich durch Bindegewebe vereinigt, an die Wand des Samenleiters anheften und in einen einzigen Ausführungsgang vereinigen (Mäuse, Ratten, Hamster, Eichhörnchen). Bei den übrigen Nagern wird die Wand und der Samenleiter von ihnen nicht überschritten, bei Marsupialiern werden die Ampullendrüsen ganz vermißt.

Die Samenleiterblasen (*Vesiculae seminales aet.*) sind meist umfangreich, sack- oder schlauchförmig. Sie finden sich außer bei gewissen Nagern, Insektivoren und Fledermäusen nur bei Sirenen, Rüsselträgern, Ungulaten und Primaten. Besonders stätlich entwickelt sind sie bei Rüsselträgern und Ungulaten, speziell bei Unpaarhufern. Bei Carnivoren werden sie vermißt. Stets vereinigen sie sich jederseits mit dem distalen Ende des Samenleiters zu einem *Ductus ejaculatorius*. Beide *Ductus ejaculatorii* können verschmelzen und mit einer einzigen gemeinsamen Öffnung in den *Canalis urogenitalis* ausmünden. Auch eine mehr oder weniger vollkommene Verschmelzung der Samenleiterblasen wird beobachtet (manche Nager und Chiropteren).

Die Vorsteherdrüsen (*Glandulae prostaticae*) entwickeln sich aus einer Einwucherung von der Wand des *Canalis urogenitalis* und sind in voller Ausbildung auf das männliche Geschlecht beschränkt, doch finden sich beim Weibe homologe Gebilde auf der Grenze zwischen Scheide und Scheidenvorhof. Stets von glatter Muskulatur umgeben, sind die einzelnen Schläuche bei Nagern und

Insektivoren, wo sie in zwei (Maulwurf) oder in drei (Mäuse, Igel) Paare mehr oder weniger scharf voneinander getrennter Portionen zerfallen können, meist nur durch lockeres Bindegewebe miteinander vereinigt. Die Vorsteherdrüsen fehlen nur den Monotremen, Marsupialiern, Edentaten und Cetaceen. Besonders kräftig ausgebildet sind sie bei Carnivoren und Primaten.

Im Innern der Prostata liegt eine kleine, unpaare Höhle, die sogen. *Vesicula prostatica* oder der *Uterus masculinus*, welcher sich in den Urogenitalkanal öffnet. Sie scheint bei Säugetieren in sehr weiten Grenzen zu schwanken und zeigt wohl auch zahlreiche individuelle Verschiedenheiten. Sie ist, wie bereits erwähnt, genetisch auf die Verschmelzung der distalen Enden der Müller'schen Gänge zurückzuführen und würde aus diesem Grunde passender als *Vagina masculina* bezeichnet werden. Bei Primaten, vielen Carnivoren und Insektivoren ist das Organ nur von sehr geringem Umfang. Bei stärkerer Ausbildung (Ungulaten, einzelne Carnivoren und vermutlich

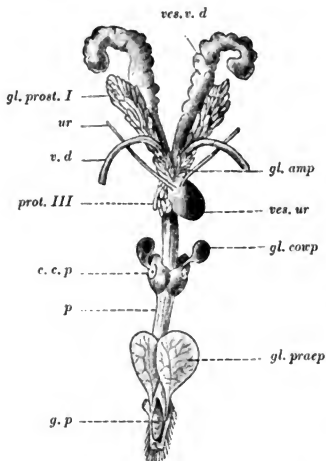


Fig. 331. Drüsen des männlichen Urogenitalapparates von *Mus musculus*. Nach M. Rauther. (Der untere, hintere Teil der Prostata (II) konnte, da er auf der abgekehrten Seite liegt, nicht mit dargestellt werden) 2:1. *c. c. p* Corpus cavernosum penis, *gl. amp* Glandulae ampullarum duct. deferent., *gl. corp* Glandulae Cowperi s. bulbo-urethrales, *g. p* Glans penis, durch Aufschlitzen der Vorhaut sichtbar gemacht, *gl. praep* Glans praeputiales, *gl. prost. I, II* Glandulae prostaticae, *ur* Ureter, *v. d* Vas (Ductus) deferens, *ves. ur* Vesica urinaria, *ves. v. d* Vesicula vasis (Ductus) deferentis.

Nager) handelt es sich um einen, in zwei seitlichen Hörnern endigenden Kanal, wodurch der Uterus bicornis eben dieser Tiere im kleinen nachgeahmt wird.

Die Urethraldrüsen (*Gl. urethrales*) finden sich in Form mehr oder weniger zahlreicher, becher- oder schlauchförmiger Ausstülpungen der Harnröhrenschleimhaut (Littre'sche Drüsen des Menschen) und dürfen wohl als die Ausgangsform sämtlicher accessorischer Genitaldrüsen im engeren Sinne

betrachtet werden. In Anpassung an besondere Verhältnisse können sie den Canalis urogenitalis in dichten, zusammenhängenden, großen Massen umgeben (Muriden, Marsupialier, Schweine u. a.). In anderen Fällen, wie z. B. bei den Caniden, werden sie gänzlich vermißt.

Die Cowper'schen Drüsen (Gl. Gl. bulbo-urethrales) sind im Verein mit den Urethraldrüsen s. str. die phylogenetisch ältesten Drüsenanhänge des Urogenitalkanals und kommen mit wenigen Ausnahmen (Hund, Bär, Wassersäugetiere) allen Säugetieren zu. Sie finden sich oft zu mehreren Paaren angeordnet und werden beim weiblichen Geschlecht als Glandulae vestibulares majores, oder als Bartholini'sche Drüsen bezeichnet. Den Urethraldrüsen gegenüber zeichnen sich die Cowper'schen Drüsen durch ihre fest fixierte Lage aus; sie liegen stets außerhalb der Harnröhrenmuskulatur, bisweilen selbst außerhalb des Beckens und münden in der Regel mit einem mehr oder weniger langen Ausführungsgang in den untersten Teil der Pars bulbosa urethrae.

Die Cowper'schen Drüsen sind durch eine Hülle quergestreifter Muskulatur charakterisiert, die entweder selbständig ist, oder mit den Mm. bulbo-ischio cavernosus- oder -urethralis in Zusammenhang steht.

Die Präputial-, Inguinal- und Analdrüsen sind sämtlich Oberhautgebilde, d. h. entweder modifizierte Talg- oder Schweißdrüsen und münden stets an der Hautoberfläche aus. Ihre Differenzierung schwankt in weiten Grenzen, und ihre Funktion besteht darin, die Haut in der Umgebung der Harnröhren- und Afteröffnung vor schädigenden Einflüssen der Exkretstoffe zu bewahren.

Die Inguinaldrüsen, und z. T. auch die Analdrüsen haben durch die Produktion stark riechender Sekrete zweifellos gewisse Beziehungen zum Geschlechtsleben. Durch die Kastration wird die Ausbildung dieser Drüsen nicht beeinträchtigt.

Was die Bedeutung der übrigen accessorischen Geschlechtsdrüsen anbelangt, so muß dahin gestellt bleiben, ob sie überall die gleiche ist. Eines scheint jedoch keinem Zweifel unterliegen zu können, nämlich, daß das Sekret der Gl. prostatica, der Ampullendrüsen und Samenleiterblasen von wichtigem Einfluß auf die Beweglichkeit und Lebensenergie der Spermatozoen und weiterhin auf die Befruchtungsfähigkeit des Samens ist.

Auf Grund dieser experimentell erhärteten Tatsache wird auch verständlich, daß große Fruchtbarkeit mit einer hohen Entwicklungsstufe der accessorischen Geschlechtsdrüsen zusammenfällt (Rodentia, Insectivora, Suidae, Felidae, Canidae).

Außer jener Aufgabe fällt den betreffenden Drüsen bei manchen Säugetieren, wie z. B. bei Nagern und Insektenfressern, noch eine andere zu. Ihr nach dem Erguß gerinnendes Sekret steht hier zur Bildung eines die Vagina pfropfartig verschließenden und so die

Befruchtung sichernden Gebildes („bouchon vaginal“ der französischen Autoren) in wichtigen Beziehungen¹⁾.

Zum Schlusse sei noch der die äußere Scham des menschlichen Weibes umgebenden „großen Lippen“ gedacht. Darunter versteht man fett- und drüsenreiche, behaarte Hautfalten, welche, wie oben schon bei Besprechung des Descensus testicularum erwähnt wurde, den Scrotalanlagen homolog sind und welche sich andeutungsweise auch schon bei Halbaffen (*Lemur varius* und *L. catta*) und Affen finden (*Hapale albicollis*, *Iachus* und *rosalia*, *Cebus hypoleukos* und Orang). Bei den meisten Affen bildet übrigens das auch dem Menschen zukommende, zweite Falten-system, die *Labia minora*, die alleinige Begrenzung der Schamspalte. Sie erzeugen ein starkes Praeputium, sowie ein Frenulum clitoridis und gehören entwicklungsgeschichtlich zum Geschlechts-glied, an dessen Unterfläche sie entstehen. Sie fallen also unter einen anderen morphologischen Gesichtspunkt, als die *Labia majora*.

Nebennieren.

Die Berechtigung, eine Schilderung der Nebennieren an die des Urogenitalsystems anzuschließen, muß mehr als zweifelhaft erscheinen, da sie sich nur auf gewisse topographische Verhältnisse bei höheren Wirbeltieren stützt, wo die Nebennieren den Nieren benachbart liegen. Von einem organischen, bzw. genetischen Zusammenhang zwischen beiden ist keine Rede. Wenn ich nun die Nebennieren hier dennoch zur Besprechung bringe, so geschieht es einfach aus dem Grunde, weil ich nicht weiß, wo ich sie im Rahmen dieses Buches passender unterbringen könnte.

Das Organ, welches man als Nebenniere bezeichnet, ist nach der morphologischen, wie nach der genetischen Seite hin ein Doppelorgan, indem es bezüglich seines Ursprungs teils auf das Cölomepithel, teils auf frühe Entwicklungsstufen des sympathischen Nervensystems zurückweist. Es kommen also dabei zwei verschiedene Keimblätter, das Mesoderm und das Ektoderm, in Betracht.

Die dem Cölomepithel, bzw. der Splanchnopleura entstammende Teil entsteht in Form zahlreicher epithelialer, knopf- oder leistenförmiger Wucherungszonen an der dorsalen Kante der Gekrösewurzel. Dieselben können sich über den ganzen Rumpf erstrecken und zeigen in ihrer ersten Anlage eine bilateral-symmetrische Anordnung. Sie bilden die primären Konstituenten der Nebenniere, werden

¹⁾ Außerdem kommt es bei Vespertilioniden (*Vesperugo noctula*) sofort nach der Kopulation zu einer Rückbildung des Lumens des Canal. cervic. uteri, sowie zu einer Verhornung des Epithels. So entsteht unter Zuhilfenahme des Drüsensekrets und durch Bindegewebsneubildung ein Pfropf, welcher den Cervikalkanal verschließt und so den sicheren Verschluss der Spernamasse im Uterus vom Herbst an bis zum nächsten Frühjahr garantiert. Dann erst erfolgt Ovulation und Befruchtung. Das Sperma kann auf diese Weise acht Monate lang im Uterus lebensfähig bleiben.

Bei der Familie der Huftisennasen bleibt das Sperma in der Vagina liegen, umgeben von einer großen Menge Sekret, das, wie bei Nagern u. a., aus den accessoirischen Geschlechtsdrüsen des Männchens stammt. Auch wird das Plattenepithel der mächtig ausgedehnten Vagina zu lebhafter Wucherung angeregt; zur Atresie irgend eines Teiles des Genitalkanales kommt es aber nicht.

bei niederen Wirbeltieren als Interrenalorgane bezeichnet und entsprechen der sogenannten Rindenzone der Nebenniere höherer Wirbeltiere (Säuger).

Der dem äußeren Keimblatt zugehörige Abschnitt, welcher genetisch auf die noch auf indifferenten embryonalen Entwicklungsstufe stehenden Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges (s. diesen und die chromaffinen, chromophilen Zellen) zurückzuführen ist, wird bei niederen Wirbeltieren mit dem Namen der Suprarenalorgane bezeichnet, und entspricht der sogenannten Markzone der Nebenniere höherer Wirbeltiere (Säuger)¹⁾.

Beide Abschnitte sind also ursprünglich gänzlich selbständig und diese ihre gegenwärtige Unabhängigkeit erhellt auch deutlich aus dem Verhalten bei niederen Wirbeltieren, insofern hier die beiden Nebennieren-Komponenten zeitlebens getrennt bleiben. — Eine Vereinigung beider, wie sie bei höheren Formen typisch wird, ist stets als ein sekundärer Vorgang zu betrachten.

Cyclostomen.

Bei Petromyzonten läßt sich an der Nebenniere, deren Ausdehnung sich nicht nur auf den Rumpf beschränkt, sondern auch in der Gegend des Kopfes und Schwanzes auftritt, das Inter- und Suprarenalorgan unterscheiden.

Das Interrenalorgan des Rumpfes findet sich in Form mannigfach gestalteter Läppchen im Gebiet der beiden Venae cardinales posteriores, in deren Wand es sich bis unmittelbar unter die endotheliale Intima vorschiebt. Die stärksten Anhäufungen trifft man in dem Fettgewebe zwischen der Aorta und den genannten Venen. Auch auf den Nierengefäßen kommen sie vor, und allerorts handelt es sich um verschieden geformte Zellen epithelialer Natur.

Das Suprarenalorgan des Rumpfes besteht ebenfalls aus Epithelgewebe, und zwar mit den charakteristischen Eigenschaften der chromaffinen Zellen. Es erstreckt sich längs den aus der Aorta entspringenden Arteriae parietales, deren die Körperwände durchziehenden ventralen und dorsalen Verzweigungen folgend. Auch zwischen der Aorta und der jederseits angrenzenden Vena cardinalis wird es angetroffen, doch ist es immer am stärksten je an der Abgangsstelle einer Arteria parietalis angehäuft. Vom Lumen der V. cardinalis wird es ebenfalls nur durch die Endothelschicht getrennt und ragt deshalb bauchig in jenes vor. Die betreffenden Zellgruppen fügen sich da und dort, wie namentlich am Sinus venosus cordis, zu mannigfach gestalteten Läppchen zusammen, welche denjenigen des Suprarenalorganes der Selachier und Amphibien ähnlich sind. An manchen Stellen drängen sich auch Elemente des Interrenalorgans

¹⁾ Die Namen Interrenalorgan und Suprarenalorgan rühren von Balfour her, welcher den bei Haien und Rochen zwischen den hinteren Nierenenden liegenden paarigen, bzw. unpaaren Körper als Interrenalorgan (Zwischenniere), und die im kaudalen Rumpfabschnitt unmittelbar dorsalwärts von den Nieren liegenden (metamer resp. dysmetamer angeordneten) Körperchen als Suprarenalorgan bezeichnete. Diese Bezeichnungen haben, wie die Ausdrücke „Rinde“ und „Mark“, durch die Übertragung auf andere Wirbeltierklassen ebenfalls ihren topographischen Sinn verloren und eine erweiterte vergleichend-anatomische Bedeutung gewonnen.

zwischen sie ein, doch kommt es, wie es scheint, nirgends zu inniger Verbindung, d. h. zu keinem Zusammenfluß.

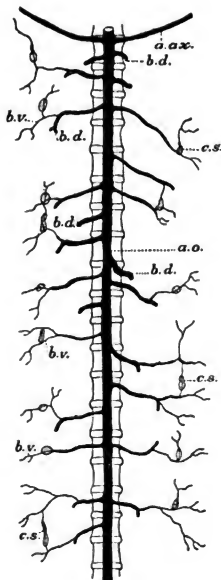


Fig. 332.

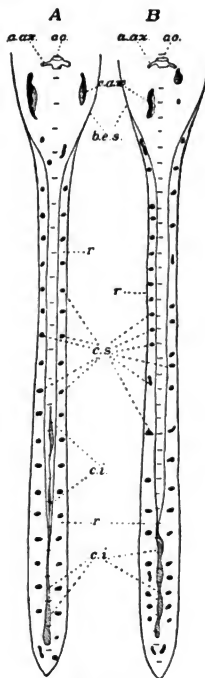


Fig. 333.

Fig. 332. *Torpedo marmorata*. Schematische Darstellung des Suprarenalorganes. Nach E. Grynfeldt. Vorderer Abschnitt der Aorta mit ihren Ästen, a.o. Aorta, a.ax. Arteria axillaris, b.d. dorsale Äste, b.v. ventrale Äste, c.s. Suprarenalkörper.

Fig. 333. Intrarenal- und Suprarenalorgane der Squaliden. Nach E. Grynfeldt. A *Mustelus laevis*; B *Centrina vulpecula*, a.o. Aorta, a.ax. A. axillaris, b.e.s. Außenrand des Kardinalvenen-Sinus, c.ax. das sogen. Axillarkörperchen, c.i. Interrenalkörperchen, c.s. Suprarenalkörperchen, r Niere.

In der Regio caudalis folgen die Elemente des Inter- und Suprarenalorganes im wesentlichen der A. und V. caudalis.

In der Gegend des Kopfes trifft man nur noch das Suprarenalorgan, welches den Jugular- und Parietalgefäßen entlang sich erstreckt.

Im Gegensatz dazu findet sich im Bereich der Rudimente der Vorniere nur das Interrenalorgan, und zwar in ähnlicher Form, wie es sich an den Seiten der Kardinalvenen verbreitet.

Die Untersuchungen über Myxinoiden sind noch nicht so weit gefördert, daß befriedigende Resultate vorliegen.

Selachier.

Auch bei Selachiern bleiben Supra- und Interrenalorgane noch vollkommen voneinander getrennt. Was die ersteren betrifft, so erstrecken sie sich durch die ganze Länge der Leibeshöhle, und zwar sitzen sie bei *Acanthias*, *Mustelus* und *Galeus* regelmäßig in jedem Segment. Bei anderen Selachiern kommt es an manchen Körperstellen zu einem sekundären Zusammenfluß einzelner Körperchen, wodurch die Gesamtzahl verringert erscheint (Rochen).

Die Verbindung der Suprarenalkörperchen mit den Sympathicusganglien ist allerorts noch eine so innige, daß beide in der Regel überhaupt nicht deutlich voneinander zu trennen sind.

Die Interrenalkörperchen stellen im ausgebildeten Zustand häufig paarige, zuweilen aber auch unpaare Massen dar, welche sich aus Zellröhren, Zellsträngen und Blutgefäßen aufbauen, die unter sich in der Längsrichtung mehr oder weniger zusammenhängen, bezw. von beiden Seiten in der Mittellinie miteinander zusammenfließen können.

Infolge der in die Zellen eingeschlossenen Fetttropfchen zeigt das Organ eine gelbe Farbe und erinnert dadurch an die Nebenniere der Amphibien.

Ganoiden.

Bei den Sturionen liegen die Suprarenalorgane medianwärts von den hinteren Kardinalvenen und den *Venae revehentes* der Urnieren. Sie zeigen manches Übereinstimmende mit dem Verhalten bei *Petromyzonten* und *Teleostiern*, und dies gilt auch für die Interrenalorgane.

Dipnoi.

Die Suprarenalorgane von *Protopterus* zeigen insofern eine charakteristische Anordnung, als sie, in engen Lagebeziehungen zu den Intercostalarterien stehend, eine paarig-segmentale Anordnung erkennen lassen und sich durch die ganze Rumpfhöhle erstrecken. Auch im Bereich des cranialen Abschnittes der hinteren Kardinalvenen, und zwar bis zu deren, in die *Ductus Cuvieri* umbiegenden Abschnitte finden sich chromaffine Zellen. Kurz die Anordnung der Suprarenalorgane von *Protopterus* erinnert am meisten an diejenige bei *Petromyzonten* einerseits, sowie bei *Teleostiern* und *Selachiern* andererseits.

Teleostier.

Suprarenal- und Interrenalorgane liegen hier häufig durcheinander zerstreut, und stets finden sich in ihrer Nachbarschaft lymphoide Zellen.

Die Suprarenalorgane sind, wie bei Petromyzonten, Ganoiden und Dipnoërn, der Wand der Kardinalvenen angeschlossen, und zwar zumeist der V. cardinalis dextra, welche die der linken Seite an Umfang weit übertrifft. Am zahlreichsten kommen sie in der Kopfpattie der genannten Gefäße vor und sind hier, wie auch anderwärts, derart in die Gefäßwand eingebettet, daß sie sich gegen das Lumen, von welchem sie häufig nur noch durch das Endothel getrennt werden, hereindrängen. — Eine Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem ist bei erwachsenen Exemplaren (*Anguilla*, *Esox*, *Tinca*, *Cyprinus*, *Leuciscus*) nicht nachzuweisen. Bei Lophobranchiern soll eine solche bestehen.

Die Interrenalorgane der Teleostier sind verschieden groß, von weißlicher oder gelblicher Farbe. Sie liegen bald auf der ventralen, bald auf der dorsalen Fläche der Niere, und zwar in der Regel im mittleren oder hinteren Drittel des Organs. Sie sind meistens paarig, selten jedoch in beiden Nieren symmetrisch angeordnet und erscheinen, von einer fibrösen Kapsel umgeben, mehr oder weniger in die Nierensubstanz eingelagert.

Amphibien.

Bei Amphibien sind die Interrenal- und die Suprarenalorgane zum erstenmal in der Vertebraten-Reihe vereinigt. Sie verschmelzen zur „Nebenniere“. Das Verhalten bei den einzelnen Gruppen gestaltet sich folgendermaßen.

Urodelen¹⁾. Die Nebennieren liegen ihrer Hauptmasse nach rechts und links von der Medianlinie auf dem medialen Rand des Mesonephros, von welchem sie sich durch ihre ocker- oder goldgelbe Farbe deutlich abheben. Sie erscheinen als zwei geradlinig verlaufende Serien unregelmäßig verlaufender Läppchen, welche sich von der Herzgegend bis zum Hinterende des Rumpfes erstrecken und welche ihre größte Entwicklung, bezw. Breite im Bereich des mittleren Abschnittes der Urniere zeigen. Zwischen ihnen und den Venae revehentes bestehen außerordentlich innige Lagebeziehungen, und dies gilt in manchen Fällen auch für die V. cava, sowie für deren Fortsetzung, die V. caudalis. Überhaupt ist auch hier wieder auf die nahen Beziehungen zu verweisen, welche zwischen der Nebenniere und den Vv. cardinales ab origine bestehen.

Anuren. Hier liegen die Nebennieren in der Regel auf der ventralen Seite des Mesonephros und zwar mehr oder weniger gegen deren lateralen Rand zu in Form eines ununterbrochenen, lebhafte gelben Streifens, welcher das kaudale Nierenende nicht ganz erreicht. Der Streifen verläuft nicht gerade, sondern macht mannigfache Ausbuchtungen und pfeilerartige Ausläufer, welche in Zahl und innigster Anlagerung den Venae revehentes folgen. Mit der Lupe betrachtet, löst sich die gelbe Masse in eine Menge von Läppchen auf, welche, zu Strängen angeordnet, ein vielfach verzweigtes Netzwerk erzeugen, in dessen Maschen die obengenannten Venen wie

¹⁾ Die Perennibranchiaten und Derotremen harren noch eingehender Studien und sind bei obiger Schilderung nicht berücksichtigt.

eingegossen erscheinen. Nicht selten stehen auch einzelne Lappchen mit der ventralen Wand des V. cava in Verbindung.

II. Amnioten.

Bei den Amnioten macht die bereits bei Amphibien angebaute räumliche Beschränkung der Nebenniere noch bedeutende Fortschritte. Sie stellt jetzt auf jeder Seite eine mehr einheitliche, in sich abgeschlossene Masse dar, in welcher die Inter- und Suprarenalsubstanz stets vereinigt sind; während aber die Organe bei den Sauropsiden (Fig. 321 †) als eine goldgelbe, längliche, glattrandige oder auch gelappte Masse in unmittelbarer Nachbarschaft der keim-

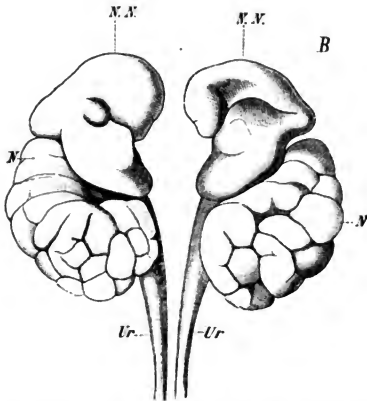


Fig. 334. Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Ventrale Ansicht. *N* Nieren, in Lappen gehüllt, *NN*, *NN* Nebennieren, *Ur*, *Ur* Ureteren.

bereitenden Drüsen getroffen werden, befinden sie sich bei Säugern, wo sie in einer gewissen Entwicklungsperiode sehr voluminöse Körper¹⁾ darstellen, in enger Verbindung mit den Nieren (Fig. 334 *N*, *N*), und diesen Lagebeziehungen verdanken sie, wie bereits erwähnt, ihren Namen.

Wie überall in der ganzen Wirbeltierreihe, so zeigen auch die Nebennieren der Amnioten charakteristische enge Lagebeziehungen zu den großen Gefäßstämmen der Bauchhöhle.

Wenn nun aber auch eine Vereinigung beider Komponenten bei Amnioten existiert, so ist doch zu betonen, daß von typischen

¹⁾ Beim menschlichen Fetus sind sie ungleich mächtigere Organe als bei den Säugtieren. Ja es gibt ein Fetalstadium, wo die Nieren von den Nebennieren an Größe sogar übertroffen werden können.

Lagebeziehungen derselben zueinander bei Sauropsiden noch keine Rede ist. Es handelt sich vielmehr, wie z. B. bei Vögeln, nur um eine, wie es scheint, regellose Durchflechtung der Suprarenal- und Interrenalelemente.

Eine typische Lage beider Substanzen findet sich erst bei Säugetieren, und zwar derart, daß jetzt, wie schon oben bemerkt wurde, die Interrenalsubstanz als Rindenschicht das Suprarenalorgan als Markschrift mantelartig umhüllt.

Ferner ist für die Säuger-Nebenniere die reichliche Versorgung mit Pigment, Lymph- und Blutgefäßen charakteristisch, allein zu einem Pfortaderkreislauf, wie er in der Nebenniere der Amphibien und Sauropsiden existiert, kommt es nicht.

In formeller Beziehung herrschen bei der Nebenniere der Säuger die allergrößten Verschiedenheiten, und es lassen sich die bald kompakteren, bald mehr platten, gelappten und häufig asymmetrischen Organe zu keinem einheitlichen Bilde vereinigen.

Was nun die Funktion der Nebenniere anbelangt, so ist sie für den Gesamtkörper, wie die Erfahrungen bei Säugetieren gezeigt haben, von großer Bedeutung. Sie kann doppelter Natur sein: entweder handelt es sich um Zerstörung von Produkten, die, beim Stoffwechsel entstehend, durch ihre Ansammlung auf den Körper eine giftige Wirkung ausüben würden, oder die Nebennieren bilden eine spezifisch wirkende Substanz, welche an das Blut, bzw. an den Lymphstrom abgegeben wird. Dieser Stoff (Suprarenin oder Adrenalin) ist bekannt, und Experimente haben gezeigt, daß er von Einfluß ist auf die Herzaktion, die Steigerung des Blutdruckes und die Kontraktion der Gefäßmuskulatur. Zufuhr von Nebennierenextrakt in größerer Menge, namentlich bei intravenöser Injektion, wirkt vergiftend und kann den Tod herbeiführen.

Das Adrenalin scheint in den Zellen der Marksubstanz in Form von Körnchen erzeugt und von hier aus in die intrazellulären Gänge abgegeben zu werden. Mit letzteren stehen Lymphbahnen in Verbindung, und mittelst dieser gelangt die Substanz schließlich in den Blutstrom. Die Marksubstanz der Nebenniere ist also eine Drüse mit innerer Sekretion.

Ganz anders steht es mit der Frage nach der physiologischen Aufgabe der Rindensubstanz. Daß es sich hierbei um chemische und funktionelle Verschiedenheiten von der Marksubstanz handelt, kann als sicher gelten, allein dieselben mit Sicherheit zu erkennen, stößt schon deshalb auf große Schwierigkeiten, weil die Rindensubstanz, das Interrenalorgan, keinen durch die ganze Wirbeltierreihe so einheitlichen Charakter bewahrt, wie die Marksubstanz. Sie zeigt vielmehr auf Grund verschiedener, phylogenetischer Entwicklungsstufen, sowie durch die Tendenz sich zu lokalisieren, d. h. auf einen kleineren Raum zu konzentrieren, sekundäre, kompliziertere Funktionen, und es muß vorläufig dahin gestellt bleiben, ob speziell ihr die oben erwähnte Aufgabe, Giftstoffe zu neutralisieren, zukommt.

Rückblick.

Die Anlage des aus mesodermalem Bildungsmaterial hervorgehenden Urogenitalapparates erfolgt, soweit es sich dabei um die Harnorgane und die keimleitenden Wege der Geschlechtsorgane handelt, bei allen Vertebraten an der Stelle, wo die Ursegmente des embryonalen Körpers in die unsegmentierten Seitenplatten übergehen.

Das älteste und primitivste Exkretionsorgan der Vertebraten ist die Vorniere (Pronephros), welche wohl früher eine größere Ausdehnung besaß, als heutzutage, wo sie sich in der Regel auf den vorderen, hinter dem Kopf gelegenen Rumpfabschnitt beschränkt. Zunächst entsteht eine Reihe, quer zur Körperlängsachse verlaufender Kanälchen, welche durch trichterartige Öffnungen (Nephrostomen) mit dem Cölom in Verbindung stehen, während sich ihre, der äußeren Körperwand zuschauenden Enden in einen Sammelgang (Vornierenengang) einsenken. Dieser wächst kaudalwärts, bricht sekundär in die Kloake durch und dient zur Abfuhr des Vornierenexkretes. Für die dabei in Betracht kommende Wasserausscheidung (Filtration) fungiert ein, in der sich vorbauchenden Leibeswand entstehender Gefäßknäuel (Glomerulus).

Während nun die Vorniere selbst in der Regel nur von transitorischer Bedeutung ist, d. h. in nachembryonaler Zeit wieder verschwindet, persistiert ihr Ausführungsgang bei allen Vertebraten, geht aber zugleich hochgradige Umbildungen ein. Diese sind eng geknüpft an das Auftreten eines zweiten, ungleich umfangreicheren Exkretionssystems, das man als Urnieren (Mesonephros), oder als Wolff'schen Körper bezeichnet, und das, ontogenetisch später entstehend, die allmählich schwindende Vorniere zu ersetzen berufen ist. Der Vornierenengang wird zum Urnieren- oder Wolff'schen Gang.

Ob Vorniere und Urnieren unter einen und denselben morphologischen Gesichtspunkt fallen, oder ob, was ich aus genetischen Gründen für wahrscheinlicher halte, die Urnieren eine Bildung eigener Art darstellt, ist noch Gegenstand der Kontroverse. Eines aber steht jedenfalls fest, nämlich die große Übereinstimmung beider Harndrüsen hinsichtlich ihrer Struktur, segmentalen Anlage, ihrer Verbindungen durch Nephrostomen mit der Leibeshöhle und ihres Verhaltens zum Gefäßsystem (Glomerulus).

Das dritte, für die Amnioten charakteristische Nierensystem, die definitive oder Nachnieren, stellt der Urnieren gegenüber bezüglich des Bildungsmaterials kein neues, genetisch verschiedenes Organ dar. Es handelt sich vielmehr dabei nur um eine topographisch verschiedene Materialverwendung. Das „nephrogene Blastem“ ist für beide Nierensysteme ein und dasselbe.

Die bei Sauropsiden noch langgestreckte, formell noch der Urnieren ähnliche Nachnieren, nimmt bei den Säugetieren eine mehr kompakte, rundlichere Gestalt ein. Ihr Ausführungsgang, der Ureter, ist zusamt den Sammelgängen der Nachnieren aus einer Ausstülpung des Urnierenanges (distales Ende) hervorgegangen zu denken.

Während die Urnieren bei der Mehrzahl der Fische lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht sie bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, Urodelen und sämtlichen Amnioten gewisse Beziehungen

zum Geschlechtsapparat ein, persistiert aber im übrigen entweder als bleibendes Harnsystem, oder sie erfährt bedeutende Reduktionen (Amnioten).

Jene Beziehungen zum Geschlechtsapparat erhalten bei männlichen Tieren dadurch eine höhere Bedeutung, daß hier ein Abschnitt der Urnieren zum ganzen Nebenhoden, oder doch wenigstens zu einem Teil desselben wird. Beim weiblichen Geschlecht entstehen daraus der physiologisch bedeutungslose, ein rudimentäres Organ darstellende Nebeneierstock und andere Gebilde von untergeordneter Bedeutung.

Während wir uns das Verhalten der Cyklostomen und gewisser anderer Fische, bei welchen die Sexualprodukte einfach in die Bauchhöhle fallen, um von hier aus durch die Pori abdominales entleert zu werden, als das ursprüngliche vorzustellen haben, kommt es bei weitaus der größten Mehrzahl der Wirbeltiere zu besonderen, ausleitenden Geschlechtskanälen.

So übernimmt der ursprünglich lediglich als Ausführungsgang der Urnieren fungierende primitive Urnierengang nun auch die Ausführung der männlichen Geschlechtsprodukte und wird auf Grund dieser doppelten physiologischen Aufgabe zum sogen. Harnsamenleiter (Selachier, Ganoiden, Dipnoer, Urodelen). Beim weiblichen Geschlecht fungiert als Ausleitungsweg der Keimzellen der sogen. Müller'sche Gang, welcher bei höheren Formen in einem gewissen Abschnitte seines Verlaufes auch als Fruchthälter (Uterus) und in seinem distalen Abschnitt als Vagina bezeichnet wird (Physiologische Arbeitsteilung).

Die ursprünglich paarige Anlage der weiblichen Geschlechtswege persistiert bei niederen Säugern, wie namentlich bei den Marsupialiern, zeitlebens, und bei letzteren spielt der von den Monotremen vererbte, zur Aufnahme des noch unreifen Jungen bestimmte Beutel, das Marsupium, eine wichtige Rolle. Auch bei anderen Säugern, wie z. B. bei Prosimiern, ist dasselbe noch in mehr oder weniger deutlichen Spuren nachweisbar.

Bei allen Amnioten dient der sekundäre Urnierengang in Form des sogen. Ductus (Vas) deferens nur zur Ausführung des Samens, während der Harn durch den Ureter abfließt.

Obgleich nun, wie oben schon angedeutet, bei jedem Geschlecht immer nur je einer der beiden Geschlechtskanäle zu größerer physiologischer Bedeutung gelangt, so legen sich doch in embryonaler Zeit beide an; bald aber beginnt der eine sich rückzubilden, und dies gilt beim weiblichen Geschlecht für den Urnierengang, beim männlichen Geschlecht für den Müller'schen Gang.

Bei den meisten unter den Marsupialiern stehenden Wirbeltieren besteht eine Kloake, d. h. ein Hohlraum, in welchen sowohl die Ausführungsgänge des Urogenitalsystems, als auch der Enddarm einmünden. Bei allen höheren Säugetieren stellt die Kloake nur einen vorübergehenden Entwicklungszustand dar, insofern sich der Enddarm davon abspaltet und eine selbständige Ausmündung erhält. Hand in Hand damit geht ein anderer wichtiger Prozeß, der zur Bildung einer, die einmündenden Ureteren aufnehmenden Harnblase, sowie einer Harnröhre (Urethra) und eines Mittelfleisches (Perineum) führt. Während nun die Harnröhre beim weiblichen Geschlecht in der Regel schon nach kurzem Laufe zur Ausmündung gelangt, gewinnt sie beim

männlichen Geschlecht eine größere Länge, verbindet sich mit dem Zeugungsglied und führt dadurch, als Ausführungsweg der Geschlechtsstoffe wie des Harns, zur Bildung eines röhrenartig verlängerten Sinus urogenitalis.

Was die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte, den Samen und die Eier, betrifft, so entstehen sie beide aus dem sogen. Keimepithel, d. h. aus einer in bestimmter Weise differenzierten Strecke der epithelialen Auskleidung des Leibesraumes. Dasselbe gilt auch für die als Nährmaterial dienenden, in nächster Nähe der Geschlechtszellen liegenden, zelligen Elemente.

Während nun die Geschlechtsdrüsen bezüglich ihres Locus nascendi bei beiden Geschlechtern im wesentlichen übereinstimmen, kommt es bei Säugetieren gegen das Ende der Fetalperiode zu einer mehr oder weniger weit gegen das Becken zu gerichteten Lageverschiebung derselben. Ja, letztere kann beim männlichen Geschlecht soweit gedeihen, daß die vordere Bauchwand von ihnen durchsetzt wird, und die Hoden in einen beutelartigen Anhang derselben (Scrotum) zu liegen kommen. Eine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen dieses Vorganges erscheint bis dato nicht möglich.

Neben den sogenannten inneren Geschlechtsorganen kommen auch noch die äußeren Geschlechtsteile, resp. die Begattungs- oder Kopulationsorgane in Betracht.

Letztere stellen in der Vertebratenreihe durchaus keine unter sich homologen Gebilde dar. Abgesehen von dem in vieler Hinsicht noch dunklen Organ der Petromyzonten und dem als Anhängsel der Bauchflosse eine eigenartige Stellung einnehmenden Kopulationsorgan der Selachier kann man füglich behaupten, daß ein richtiges, selbstständiges, äußeres Begattungsorgan erst von den Reptilien an auftritt. Von hier an erscheint also eine innere Begattung ungleich gesicherter, wenn sie auch schon bei vielen Amphibien (Urodelen), welchen eigentliche Begattungsorgane fehlen, mit Sicherheit angenommen werden darf.

Während den Sauriern, Scinken, Amphisbänen und den mit den erstern stammverwandten Schlangen ein doppeltes, ausstülpbares, unter der Herrschaft einer komplizierten Muskulatur stehendes Kopulationsorgan zukommt, ist das unpaare Organ der Chelonier und Krokodilier wahrscheinlich nur wenig ausstülpungsfähig, besitzt aber wohl ausgebildete, von der Kloakenschleimhaut überzogene Schwellkörper. Bei den Vögeln ist das Auftreten äußerer, gut entwickelter Begattungsorgane nur auf wenige Gruppen beschränkt, und dieselben lassen sich (bei den Ratiten wenigstens) von denjenigen der Krokodilier und Chelonier ableiten.

In allgemeinster Verbreitung finden sich gut entwickelte Begattungsorgane in der Reihe der Säugetiere, und zwar sind sie, wie dies auch schon für die Reptilien gilt, bei beiden Geschlechtern nach einem und demselben Typus gebaut, erreichen aber beim weiblichen Geschlecht nie die Größenverhältnisse wie beim männlichen Geschlecht.

Zwischenglieder, welche die Begattungsorgane der Reptilien mit denjenigen der Säuger verknüpfen, sind nicht bekannt.

Bei den Mammalia entwickeln sich die Kopulationsorgane unter der Form eines, an der vorderen Kloakenlippe hervorwachsenden, ursprünglich paarigen Genitalhöckers, der dann, unter Zuhilfenommen von Schwellkörpern, zum Schaft des Penis und der Clitoris auswächst.

Am vorderen Ende kann sich die nervenreiche, von der Vorhaut überzogene Eichel differenzieren, und auf der Spitze der letzteren mündet beim männlichen Geschlecht die Harnröhre, oder, wie man dem oben Mitgeteilten zufolge richtiger sagen würde, der röhrenartig verlängerte Urogenitalsinus aus. Auch beim weiblichen Geschlecht kann die Clitoris von der Harnröhre durchbohrt sein.

Die äußeren Begattungsorgane stehen, zumal bei den Säugetieren, unter der Herrschaft einer oft reich entwickelten Muskulatur und sind durch den Besitz zahlreicher, accessorischer Geschlechtsdrüsen charakterisiert.

Unter den Primaten kommt es beim weiblichen Geschlecht im Bereich der äußeren Geschlechtsorgane zu Haut- und Schleimhaut-Duplikaturen, die man als Labia majora und minora bezeichnet.

Von diesen Gebilden, welche den Eingang der Vagina umsäumen, sind die Labia majora als später erworbene Bildungen zu betrachten, als die Labia minora.

Die in phylogenetischer Hinsicht noch gänzlich dunklen Nebennieren entstammen ontogenetisch teils dem Cölomepithel, teils den Ganglienzellen des Sympathicus. Man unterscheidet beide Komponenten als Interrenal- und Suprarenalorgane. Bei sämtlichen Fischen und Dipnoërn bleiben beide noch voneinander getrennt und erstrecken sich in mehr oder weniger segmentaler Anordnung rechts und links von der Wirbelsäule durch das ganze Cölom hindurch.

Erst von den Amphibien an kommt es durch Vereinigung des Interrenal- und Suprarenalorganes zur Bildung einer eigentlichen „Nebenniere“, und dieser Zustand wird nun bis zu den höchsten Formen hinauf beibehalten, derart, daß das Suprarenalorgan als „Substantia medullaris“ bei Säugetieren von dem Interrenalorgan in Form der „Substantia corticalis“ umwachsen wird.

In dieser Form stellt das Organ eine einheitlichere, konzentriertere, in sich abgeschlossener Masse dar und gelangt in nahe topographische Beziehungen zu den Nieren. Diesem Umstand verdankt die „Nebenniere“ ihren Namen.

Ihr großer Reichtum an Blut- und Lymphgefäßen, sowie an Lymphfollikeln und Pigment spricht für eine wichtige physiologische Funktion, welche für den Gesamtkörper von sehr großer Bedeutung ist. Der von der Marksubstanz der Nebennieren in das Blut abgeschiedene Stoff (Adrenalin) ist von Einfluß auf die Herzaktion, die Steigerung des Blutdruckes und die Kontraktion der Gefäßmuskulatur.

Sachregister.

	Seite		Seite
Abdominalporen	364	Cavum thoracis und Pleura	55, 56, 363
Accessorische Geschlechtsdrüsen	445—456	Cerebrum	177
Appendices pylorice	315	Chorda dorsalis (Rückensaite)	34
Arteriensystem	388	Chorioiden	252
Atmungsorgane	330	Clitoris	442, 448
Atmungsorgane im allgemeinen und Entwicklung der	330	Coeum	316, 327
Äußere Geschlechtsorgane	445	Coelom und Pori abdominales	363—364
Auge	250	Collentulus seminalis	442
Augenmuskelnerven	214	Connus arteriosus	372
Augenmuskeln	264	Cornecoid	120—123
Augenlider	265	Cornea	253
Augendrüsen	266	Cowper'sche Drüsen	455
		Cranium	60
		Cutis (Corium)	7
Bartholinische Drüsen	455		
Bauchspeicheldrüse	325	Darmkanal, im allgemeinen und Entwicklung des	290
Bauchfell	363	Darmkanal und seine Anhänge	290—325
Beckendrüse	446	Darmschleimhaut, Histologie der	321
Beckengürtel	124	Descensus testiculi	443
Beckengürtel der Fische	124	Diaphragma	162
Beckengürtel der Dipnoi und Amphi- bien	124—125	Ductus Bottali	382
Beckengürtel der Urodelen	125	Ductus Cuvieri	394
" Anuren	126	Ductus ejaculatorii	445
" Reptilien	126	Ductus endo- und perilymphaticus 270, 271, 275, 276, 278, 281	
" Vögel	130	Ductus deferens	445
" Sänger	131	Ductus thoracicus	398—400
Begattungsorgane	445		
Begattungsorgane der Fische	445, 446	Eizahn	299
" " Amphibien	446, 447	Elektrische Organe	169
" " Reptilien	447, 448	Endknospen (Geschmacksorgane)	231
" " Vögel	448, 449	Epidermis	7
" " Sänger	450	Epidernisbildungen	7
Blinddarm	316, 321	Episternum	32
Blut, Formelemente des	370—371	Epiophoron	442
Branchio-tegalstrahlen	74, 78	Ernährung, Organe der	290—325
Bronehien	354—362	Extremitäten (freie)	133—145
Brustbein	56	Extremitäten, unpaare	113
Brustgürtel	118	Extremitäten, paarige	117
Bulbus cordis	372	Extremitäten, der Fische	118, 124, 133
Bursa Fabricii	317	" " Dipnoër	118, 124, 133
		" " Schlachier	118, 124, 133
Canalis inguinalis und Canalis vaginalis	443	" " Ganoiden	118, 124, 133
Carpus	138—149	" " Teleostier	118, 124, 133

	Seite		Seite
Herz der Amphibien	379	Luftwege der Fische, Dipnoër und Amphibien	344—345
" " Reptilien	382	Luftwege der Reptilien	347
" " Vögel und Säuger	385	" " Vögel	348
Hirnnerven	211	" " Säuger	350
Hirnschädel (Neurocranium)	62	Lungen	354
Hoden	412, 445	Lungen der Dipnoër	354
Hodensack	443	" " Amphibien	354
Hymen	442	" " Reptilien	355
Hyomandibulare (im allgemeinen)	68	" " Vögel, Lungen u. Luftsäcke der	358
		" " Säuger	361
Integument	7—25	Lymphgefäß-System	398—402
Integument der Fische und Dipnoi	7	Lymphdrüsen	400—402
" " Amphibien	9	Lymphherzen	400—401
" " Reptilien	11		
" " Vögel	13	Magen	312—320
" " Säuger	16	Marsupium	22, 443
Jakobson'sches Organ	248	Meckel'scher Knorpel im allgemeinen	66
		Mediastinum testis	445
Kardinalvenen	394	Medulla spinalis (Rückenmark)	175
Kehlkopf (Luftwege)	344	Meibom'sche Drüsen	266, 268
Keimblätter, Begriff u. Entstehung d.	2	Mesenterium	363
Keimblätter (ihre Derivate)	2	Mesopterygium	133
Kiemens	331—338	Metapterygium	133
Kiemens im allgemeinen und Entwicklung der	331	Milchdrüsen, Entwicklung und Bau der	21—23
Kiemens der Fische	332	Milz	402
" " Dipnoër	337	Mixopterygium	445
" " Amphibien	338	Müller'scher Gang	409—410
Kiemensbogen im allgemeinen	66	Mundarm	294
Kiemensbogen der Acranier	70	Mundhöhle, Eingang zur	291—292
" " Selachier und Chimairen	72—73	" Organe der	294—309
" " Ganoiden	73—74	" Drüsen der	303—305
" " Dipnoër	79	Mundhöhlendrüsen der Amphibien	304
" " Teleostier	78	" " Reptilien	304
" " Cyclostomen	72	" " Vögel	304
" " Amphibien	86—87, 88	" " Säuger	305
" " Reptilien	95, 97, 99	Muskeln des Stammes im allgemeinen	155
" " Vögel	102—103	" " " der Fische und Dipnoër	155
Kiemensbogen der Säuger	110	" " " der Amphibien	156
Kitzler	442	" " " Reptilien	158
Kloakendrüse	446	" " " Vögel	159
Kolbenkörperchen	235	" " " Säuger	160
Kopfskelett (Schädel)	60	Muskeln des Viszeralskeletts der Fische	165
Kopulationsorgane	445	" " " der Amphibien	166
Kreislaufsorgane	369	Muskeln des Viszeralskeletts der Annioten	167
Kreislauf, fetaler	371—377	Muskeln, mimische, bezw. Hautmuskeln	153
Kreislaufsorgane, Histologie der	369—371	Muskeln der Extremitäten	163
		Musculus diaphragmaticus	162
Labia majora et minora	456	Musculus compressor mammae	413
Labyrinth, häutiges	269—281		
Labyrinth, knöchernes	281	Nebenhoden	445
Lamina spiralis ossa et membranacea	281	Nebennieren	456
Larynx	344—350	Nervenhöhre (Medullarrohr)	174
Leber	323	Nervensystem	172
Leberfortader-Kreislauf	394, 398	Nervensystem, peripheres	208
Leibeshöhle	363—364	Nervensystem, zentrales	174
Leuchtorgane der Fische	8	Nervus, olfactorius, opticus etc.	211, 236—237
Linse	251		250, 251, 261
Luftsäcke der Vögel	358		
Luftwege im allgemeinen	344		

Digitized by Google

	Seite		Seite
Sehorgan, Hilfsorgane des	364	Vater'sche Körperchen	235
Seitenlinie	230	Venensystem	391—398
Sinnesorgane	227	Venensystem, Entwicklung des	391
„ im allgem.	227—228	Venae subintestinales	392
„ der Haut	228	„ cardinales	392—394, 397
Hautsinnesorgane der Fische und Am- phibien	228	„ caudales	393
„ der Reptilien, Vögel und Säuger	231—236	„ cava inferior	394—397
Skelett	26—151	„ omphalo-mesentericae	392
Spinalnerven	210	Vena portae hepatis	394, 395, 398
Spino-occipitale Nerven	221	Venensystem der Fische	391
Spiralklappe (des Darmes)	313	„ „ Dipnoi	394
Spritzloch (Spiraculum)	73	„ „ Amphibien	395
Stäbchenzellen (Endknospen)	228—232	„ „ Amnioten	397
Sternum	56	Vesica fellea	324
„ der Amphibien	56	„ urinaria s. Harnblase	
„ „ Reptilien	56	Vesicula prostatica	445
„ „ Vögel	58	Viszeralröhre	3
„ „ Säuger	58	Viszeralskelett (Kiemenbogen)	66
„ „ Sympathicus, Entwick- lung des	223	Vorderdarm	292
Symplecticum (im allgemeinen)	68	Vorniere (Pronephros)	405
		Vornierengang	405
Tarsus	136—145	Wintersehlaradrüse	401
Tastzellen und Tastkörperchen	132	Wirbelrohr (Metamerie des Wirbeltier- körpers)	3
Thymus	311	Wirbelsäule	34—62
Thyroidea	309	„ der Fische und Dipnoi	36
Tonsillen	402	„ „ Amphibien	39
Trachea	344—361	„ „ Reptilien	42
Tränendrüsen	267—268	„ „ Vögel	43
Tränennasengang	268	„ „ Säuger	55
Trommelfell und Tuba auditus (Eu- stachische Röhre). S. schallleitender Apparat	63	Wirbeltiere, paläontol. Entwickel. der	6
Tropobasischer Schädel	372	Wirbeltierkörper, Einteilung des	4
Truncus arteriosus	372	Wolff'scher Gang s. Urnierengang	
Urachus	424	Wurmfortsatz	321
Ureter	408, 420, 422	Zähne	294—299
Urnierengang (primärer) u. Urniere	406—409	„ im allgem. u. Entwickel. der	294
Urogenitalapparat	404	„ der Fische, Dipnoi und Am- phibien	296
„ Entwickel. des	404—412	„ der Reptilien und fossilen Vögel	298
Urwirbel (Somiten)	3	„ der Säuger	299
Uterus (allgemeines)	409	Zentralnervensystem	174
Uterus masculinus	410, 445, 454	Zoologisches System	5
		Zunge	305
		Zwerchfell	162

Über den am Schlusse jedes Kapitels angefügten „Rückblick“ vergl.
im vorstehenden Verzeichniss bei R.



56.911

QL

805

W644

1907

LANE

STORAGE

119586

ANAT

Digitized by

